

MEMOIRE D'HABILITATION A DIRIGER LES RECHERCHES

Présentée à l'Université de Bourgogne-Franche-Comté
École Doctorale Environnements Santé E2S

Démarches de Biologie Intégrative pour la compréhension
des flux de Carbone, Azote et Eau dans la plante.

Par Marion PRUDENT
Chargée de Recherche INRAE

Soutenance prévue le 12 mars 2021 devant le jury composé de :

Manuel Blouin	Professeur AgroSup Dijon	Examineur
Philippe Debaeke	Directeur de recherche INRAE	Rapporteur
Christine Granier	Directrice de recherche INRAE	Rapporteuse
Benjamin Péret	Directeur de recherche CNRS	Rapporteur
Christophe Salon	Directeur de Recherche INRAE	Examineur

REMERCIEMENTS

✧ **Merci aux membres du jury** d'avoir accepté de consacrer du temps à lire ce mémoire, à le commenter, et à participer à la soutenance : Manuel Blouin, Philippe Debaeke, Christine Granier, Benjamin Péret et Christophe Salon. Je sais à quel point le temps nous est précieux, je vous en suis donc extrêmement reconnaissante !

✧ **Merci à l'équipe EcoLeg**

Cette équipe est exceptionnelle : une bienveillance et une solidarité à toute épreuve, un goût pour le travail bien fait... bref un bonheur au quotidien. Les résultats présentés ici représentent un travail collectif dont vous avez été les acteurs principaux, que ce soit par les échanges d'idées, la participation aux manips, ou juste la bonne ambiance générale : Romain Barnard, Jean-Yves Draoulec, Vincent Durey, Sylvie Girodet, Christian Jeudy, Annabelle Larmure, Céline Latour, Patrick Mathey, Nathalie Munier-Jolain, Christophe Salon, Anne-Lise Santoni, Aude Tixier, Anne-Sophie Voisin. Un merci particulier à Annabelle et Christophe qui ont relu une première version de ce mémoire et m'ont apporté de précieux conseils.

Merci à mes deux doctorantes Mégane Couchoud et Cécile Jacques, ainsi qu'aux étudiants et CDD que j'ai pu encadrer et qui ont largement contribué à ce travail.

Une mention spéciale pour Christophe, qui a véritablement joué un rôle de mentor dans ce monde des légumineuses : que ce soit par des discussions animées, passionnées ou par un regard qui en dit long, tu as toujours été là, comme un pilier ! Tu m'as ouvert ton réseau, conseillé quand j'en éprouvais le besoin, et m'a énormément appris sur ce métier de chercheur. Je ne te remercierai jamais assez !

✧ **Merci à l'ensemble de mes collègues du pôle GEAPSI de l'UMR Agroécologie**

Ce pôle de recherche dont le point commun est l'étude des légumineuses est d'une richesse humaine et scientifique incroyable. Merci à vous tous sans exception pour les interactions, et je citerais en particulier les personnes avec lesquelles les interactions ont été les plus fréquentes : Jonathan Kreplak, Virginie Bourion, Grégoire Aubert, Chantal Martin, Damien Ollivier et Karen Boucherot de l'équipe ECP, et Vanessa Vernoud, Karine Gallardo et Nadia Rossin de l'équipe FILEAS.

Ici aussi une mention spéciale pour Vanessa Vernoud, avec qui je n'ai cessé de collaborer depuis mon arrivée sur Dijon. A nous deux, nous constituons le binôme dijonnais du stress hydrique en ayant commencé en même temps notre thématique : l'une regarde les graines après avoir travaillé sur le système racinaire, tandis que l'autre regarde les racines après avoir travaillé sur les fruits. Ton regard critique, toujours constructif, ton honnêteté sans faille, ta bonne humeur et ton sens des expressions bien choisies font de toi mon deuxième pilier. Merciiii !

✧ **Merci aux collaborateurs de l'UMR Agroécologie** avec qui j'ai eu la chance de travailler.

Je pense en particulier à Nathalie Leborgne-Castel et Christophe Der ; Pierre-Alain Maron, Samuel Dequiedt et Virginie Novak ; Delphine Moreau ; Cécile Révellin ; Barbara Pivato...

Un énorme merci va bien évidemment à l'équipe hors-pair des serristes, dont la qualité de l'investissement est à souligner, et sans qui rien de tout ce travail n'aurait été possible : Julien Martinet, Franck Zenk, Karine Palavioux, Céline Bernard, Thérèse Lucotte, Frédéric Saignole.

Un tout aussi énorme merci à Mickaël Lambœuf, notre analyseur d'images préféré qui développe les algorithmes d'analyse d'images racinaires.

Merci à Delphine Moreau et Nicolas Chemidlin pour nos partages d'expérience réguliers autour de l'animation de nos équipes respectives.

Merci également à nos gestionnaires d'unité qui travaillent dans l'ombre mais nous permettent d'effectuer nos recherches dans de bonnes conditions : Fabienne Garcia, Sandrine Giordana, Sylvie Belotti, Catherine Morel, Francine Vieren et Samuel Vauchet. Merci également à Marie-Claude Lemoine.

✧ **Merci aux collaborateurs hors UMR-Agroécologie**

- Aux collègues du groupe Roullier (Mustapha Arkoun, Anne Maillard et Sylvain Pluchon) et de Terres Inovia (Véronique Biarnes et Xavier Pinochet) pour leur confiance.
- Aux collègues avignonnais (Nadia Bertin, Michel Génard, Gilles Vercambre...), caennais (Sophie Brunel, Sylvain Diquelou, Philippe Etienne, Alain Ourry...), bordelais (Yves Gibon, Annick Moing, ZhanWu Dai), parisiens (Gilles Clément, Sylvie Citerne, Sandrine Balzergue) et toulousains (Julie Cullimore, Sophie Valière) pour les échanges scientifiques fructueux dans le cadre de nos projets communs.
- Aux collègues étrangers (i) pour l'encadrement de mon post doctorat au Canada Neil Emery et Don Smith et (ii) pour les interactions et les bons moments passés ensemble au cours des projets européens.

✧ **Merci aux collègues** que j'ai l'occasion de croiser lors des conseils scientifiques / réseaux d'animation thématique, qui dynamisent et enrichissent ma vision de la recherche.

✧ **Merci à mes ami(e)s...**

✧ **Merci à ma famille...**

SOMMAIRE

SOMMAIRE	1
LISTE DES FIGURES	2
CURRICULUM VITAE	3
TRAVAUX DE RECHERCHE	8
INTRODUCTION.....	8
AXE 1 : DEMARCHE DE BIOLOGIE INTEGRATIVE POUR L'AMELIORATION DE LA QUALITE DES PRODUITS RECOLTES	9
1.1 Contexte et démarche	9
1.2 Compréhension de la relation taille du fruit – teneur en sucres du fruit de tomate.....	9
↳ Des co-localisations de QTL de variables écophysiologiques et de variables de qualité renseignent sur les processus écophysiologiques impliqués	10
↳ La disponibilité en carbone modifie le transcriptome et le métabolome du fruit pendant son expansion cellulaire – liens avec les variables écophysiologiques.....	10
1.3 L'élaboration de la taille du fruit : focus sur les relations de compétition pour les ressources chez la tomate et la baie de raisin.....	11
1.4 Conclusion de l'Axe 1.....	11
AXE 2 : DEMARCHE DE BIOLOGIE INTEGRATIVE POUR LA VALORISATION DES INTERACTIONS PLANTE-MICROORGANISMES FAVORISANT LE PRELEVEMENT DES RESSOURCES AZOTEES EN CONDITIONS HYDRIQUES FLUCTUANTES	12
2.1 Contexte général, problématique et démarche adoptée.....	12
↳ Contexte général et problématique.....	12
↳ Démarche scientifique générale.....	13
2.2 Interaction légumineuse x rhizobium en conditions hydriques fluctuantes	14
↳ Contexte	14
↳ Facteurs modulant la résilience de la légumineuse lors d'un déficit hydrique : mode de nutrition azotée, stade phénologique de la plante au moment du stress, intensité du stress.....	14
↳ La guerre du Carbone entre racines et nodosités : flux d'eau contre flux d'azote	15
↳ Caractérisation dynamique de la période de récupération de la légumineuse après un déficit hydrique du sol.....	17
↳ L'architecture du système racinaire nodulé : un levier génétique pour une meilleure tolérance au changement climatique ? Caractérisations intra- et inter-spécifiques.....	18
↳ Apport de molécules exogènes au système racinaire : un levier de mitigation des impacts du déficit hydrique chez les légumineuses ?.....	20
2.3 Interaction légumineuse x communautés microbiennes du sol en conditions hydriques fluctuantes	21
↳ Contexte	21
↳ La diversité des communautés microbiennes n'influence pas la tolérance du pois au déficit hydrique, mais module sa résilience.....	21
2.4 Conclusion de l'Axe 2.....	22
MON EXPERIENCE DE RECHERCHE : UNE QUESTION DE GESTION DES COMPROMIS	23
PROJET DE RECHERCHE	24
VOLET 1. MECANISMES ECOPHYSIOLOGIQUES ET MOLECULAIRES PERMETTANT A LA PLANTE DE S'ENDURCIR LORS DE DEFICITS HYDRIQUES REPETES.....	24
VOLET 2. PROJET D'ÉCOPHYSIOLOGIE COMPAREE : UNE GENERICITE DE REPONSES AU DEFICIT HYDRIQUE CHEZ LES LEGUMINEUSES ?	25
VOLET 3. AGREGATION DE CONNAISSANCES AU SEIN D'UN MODELE D'ARCHITECTURE RACINAIRE NODULEE	25
VOLET 4. OUVRIR LA BOITE NOIRE DE L'INTERACTION ENTRE LEGUMINEUSE ET COMMUNAUTES MICROBIENNES DU SOL.....	26
CONCLUSION DU PROJET DE RECHERCHE	27
LISTE DES TRAVAUX.....	28
REFERENCES CITEES.....	34

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Démarche pluri-disciplinaire alliant écophysiologie, génétique et génomique pour disséquer les processus sous-jacents à l'antagonisme taille – teneur en sucres du fruit de tomate.

Figure 2 : Le modèle « sucres » simplifié.

Figure 3: Relations entre variables écophysiologiques et moléculaires.

Figure 4 : Le modèle de compétition pour les ressources.

Figure 6 : Stratégie de recherche déployée pour l'Axe 2.

Figure 7 : Composantes de rendement mesurée sur des plantes de pois cv. Caméor.

Figure 8 : Courbe de réponse du pois à un déficit hydrique.

Figure 9 : Résumé des principaux résultats obtenus dans le cadre du projet FABER.

Figure 10 : Le processus de résilience peut être divisé en tolérance à la sécheresse et récupération poststress.

Figure 11 : Caractérisation moléculaire des nodosités lors de la phase de récupération suivant un déficit hydrique (Couchoud (2020)).

Figure 12 : Relations inter-génotypiques chez le pois entre la perte relative de biomasse liée à une période de stress hydrique et le nombre de racines secondaires (issues du pivot) ou la longueur totale du système racinaire (1 point = 1 génotype).

Figure 13 : Marquage membranaire des cellules racinaires à l'aide de la sonde fluorescente FM4-64.

Figure 14 : Caractérisation inter-spécifique de la réponse au stress hydrique et aux fortes températures chez 4 espèces de légumineuses à graines (Féverole, lentille, lupin et pois).

Figure 15 : Modèle conceptuel résumant les conséquences d'une augmentation du niveau de diversité microbienne du sol (High Diversity «HD» vs Low Diversity «LD») sur la physiologie et la productivité des plantes de pois du génotype sauvage Frisson, en fonction de la disponibilité en eau du sol.

Figure 16 : Présentation synthétique du projet de recherche.

Figure 17 : Chronogramme du projet de recherche.

CURRICULUM VITAE

Marion PRUDENT

Née le 6 mai 1983, à Marseille (37 ans)
Nationalité française
Mariée, 2 enfants nés en 2013 et 2015

UMR 1347 Agroécologie, pôle GEAPSI
17 rue Sully, 21065 Dijon cedex
03.80.69.36.81
Marion.Prudent@inrae.fr

FORMATION DIPLOMANTE

- 2006-2009 :** **Doctorat en Sciences Agronomiques**, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse.
Ecole Doctorale «Systèmes intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociétés, Environnement» (SIBAGHE, Montpellier). Mention Très Honorable avec Félicitations du jury.
- 2005 :** **DAA Ingénierie de la Production Végétale**, Institut National Agronomique Paris-Grignon.
Option 'Amélioration des plantes'. Génétique, génomique, écophysiologie, agronomie, physiologie végétale, statistiques, modélisation. Mention Bien.

ACTIVITES DE RECHERCHE

- Depuis 2015 :** **Chargée de recherche 1^{ère} classe puis Chargée de recherche Classe Normale (CRCN) INRA¹**
'Valorisation des interactions plante-micro-organismes pour une meilleure acquisition d'azote en conditions hydriques fluctuantes.' ; INRA Dijon : UMR Agroécologie, Pôle GEAPSI² (Resp. Christophe Salon)
- 2011-2015 :** **Chargée de recherche 2^{ème} classe INRA**
'Analyse des interactions entre environnement hydrique du système racinaire nodulé et nutrition azotée des légumineuses' ; INRA Dijon : UMR Agroécologie, Pôle GEAPSI (Resp. Christophe Salon)
- 2010-2011 :** **Stage Post Doctoral – Mission longue durée INRA**
'Impact du stress hydrique sur l'acquisition de l'azote chez le soja' ; Université McGill, QC, Canada. Department of Plant Sciences (Resp. Donald Smith) & Trent University, Ontario, Canada. Department of Biology (Resp. Neil Emery)
- 2006-2009 :** **Doctorat**
'Analyse des variations de poids et de teneurs en sucres du fruit de tomate par une approche intégrative combinant des études écophysiologique, génétique et moléculaire' INRA Avignon : UR GAFL³ (Resp. Mathilde Causse) & UR PSH⁴ (Resp. Michel Génard & Nadia Bertin)
- Nov-Déc 2006 :** **Stage doctoral**
'Analyse de l'allocation carbonée chez des tomates transgéniques *via* des approches écophysiologiques et moléculaires', Université de Davis, Californie, Department of Plant Sciences (Resp. Diane Beckles).
- Fév-Sep 2005 :** **Stage de fin d'études d'Ingénieur**
'Organisation, diversité et dynamiques évolutives d'une famille de gènes de résistance aux maladies chez le caféier (*Coffea arabica*)' IRD⁵ Montpellier : UMR DGPC⁶ (Resp. Philippe Lashermes)

BILAN DES PUBLICATIONS DANS DES REVUES INTERNATIONALES A COMITE DE LECTURE

- ✧ **h-index = 12** en 11 ans depuis la première publication ($h/n=12/11=1.1$). (Web Of Science 12/2020)
- ✧ **Nombre moyen de citations par publication = 27.7** (Web Of Science 12/2020)
- ✧ **20 publications**, dont 8 en premier auteur, 1 issue des travaux de l'étudiante en thèse co-encadrée [PUB20], et 2 issues des travaux de stagiaires M2 [PUB17, PUB19]

<https://publons.com/researcher/1639507/marion-prudent/>

¹ INRA : Institut National de Recherche Agronomique; ² GEAPSI : déterminismes Génétiques et Environnementaux de l'Adaptation des Plantes à des Systèmes de culture Innovants; ³ GAFL : Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes; ⁴ PSH : Plantes et Systèmes de culture Horticole; ⁵ IRD : Institut de Recherche pour le Développement; ⁶ DGPC : Diversité et Génome des Plantes Cultivées

PROJETS

✧ Coordination :

Projet Ressourcement Plant2Pro-ARECOVER (2020-2022, 120k€). « ARchitECTure racinaire nodulée et tolérance au Stress hydrique chez le pOis »

Projet INRA-Département EA (2019-2020, 25k€) avec R. Barnard. « Effets de la sécheresse sur l'interaction plante-microorganismes du sol chez le pois : architecture racinaire, bactéries non-symbiotiques et cycle de l'azote. »

Projet FUI Eaupitic (2018-2022, 320k€ INRAE sur 3.4 M€) : Coordination pour INRAE. « Limiter les pertes économiques induites par les stress hydriques transitoires, modérés et répétés. Développement d'un outil de diagnostic dynamique et de nouveaux fertilisants anti-stress »

Projet INRA-UMR Agroécologie (2018, 9k€) « Modulation par la sécheresse de l'interaction entre plante de pois et microorganismes du sol : Liens entre architecture racinaire, nitrification, dénitrification et nutrition azotée de la légumineuse. »

Convention Terres Inovia (2016-2019, 11k€) « Compréhension de la capacité d'une plante de Pois à récupérer en termes de croissance et d'acquisition d'azote après un stress hydrique : études écophysiological et moléculaire »

Projet INRA-UMR Agroécologie (2015, 7.5k€) avec N. Leborgne-Castel. « La perception membranaire et la signalisation précoce dans la racine de légumineuse peuvent-elles expliquer une part de la variabilité génétique des réponses d'acclimatation à un stress hydrique ? »

Projet Université de Bourgogne-BQR (2013-2014, 15k€). « Lien entre diversité des communautés microbiennes du sol et stabilité d'une culture de pois en conditions hydriques fluctuantes »

Projet Conseil régional de Bourgogne (2012-2014, 60k€) avec V. Vernoud. « Analyse écophysiological et génomique de l'adaptation du pois à un stress hydrique »

✧ Responsabilité de Work-package :

Projet international :

-Arimnet-MediLeg (2012-2016), coord. D. Rubiales (CSIC, Espagne) SP « Breeding, agronomic and biotechnological approaches for reintegration and revalorization of legumes in Mediterranean agriculture ». Responsable du WP3 « Studies relevant for breeding for major abiotic constraints »

Projet national :

-FUI-Eaupitic (2018-2022), coord. Groupe Roullier co-responsable du WP1 avec A. Ourry (EVA, Caen) « Indicateurs Plante : Combinaison de variables physiologiques »

✧ Responsabilité de tâche :

Projets internationaux :

-FP7-Legato (2013-2017), coord. R. Thompson (Agroécologie, FR) « LEGumes for the Agriculture of Tomorrow », responsable d'une tâche dans le WP3 « Optimizing plant adaptation to abiotic stress ».

-FP7-Abstress (2012-2016), coord. A. Charlton (FERA, UK) « Improving the resistance of legume crops to combined abiotic and biotic stress », responsable ou co-responsable de 3 tâches dans le WP 1 « Define and establish the experimental conditions for investigating plant response to drought and Fusarium stress ».

Projet national :

-INRA-SPE (2014-2016), coord. M. Lepetit (LSTM, Montpellier) « Rôle des interactions nutritionnelles plante-microsymbiotes dans l'adaptation des légumineuses à la sécheresse » responsable de la tâche 2 « Quel est l'impact d'une contrainte hydrique partielle répétée sur la préférence de la plante vis-à-vis des microsymbiotes associés ? »

✧ Participation :

Projet international :

-H2020 Eucleg (2017-2021), coord. B. Jullier (UP3F, Lusignan, FR). « Breeding forage and grain legumes to increase EU's and China's protein self-sufficiency »

Projets nationaux :

-PIA-Peamust (2012-2020), coord. J. Burstin (Agroécologie, Dijon). « Adaptation Multi-Stress et Régulations biologiques pour l'amélioration du rendement et de la stabilité du pois protéagineux. »

-ACCAF-CAQ40 (2012-2016), coord. H. Gautier (PSH, Avignon) & C. Dürr (IRHS, Angers). « Climate change and Quality of fruit, grain and seeds in the next 40 years : adaptation to high temperature and water stresses at the end of crop cycle. »

ACTIVITES D'ENCADREMENT

✧ Encadrement de thèses

- **Cécile Jacques (oct 2018-...)**, co-encadrement C. Salon « *Comment le mode de nutrition azotée influence-t-il le prélèvement, le stockage et la remobilisation des nutriments en conditions hydriques limitantes chez le pois ?* »
- **Mégane Couchoud (oct 2016 – fév 2020)**, co-encadrement V. Vernoud et C. Salon « *Compréhension de la capacité d'une plante de pois à récupérer en termes de croissance et d'acquisition d'azote après un stress hydrique : étude écophysiological et moléculaire* ». Soutenue le 13/02/2020.

✧ Encadrement de Master 2

- **Corentin Euvrard (2020)** M2 Informatique Image Intelligence Artificielle, Univ. Bourgogne. – co-encadrement M. Lamboeuf (INRAE Dijon) « *Développement d'algorithmes d'identification de racines dans un contexte de phénotypage de plantes à haut débit* »
- **Maxime Rousseau (2019)** M2 B2IPME, Univ. Bourgogne. « *Comment le mode de nutrition azotée modifie-t-il le prélèvement de l'eau et de l'azote lors d'un épisode de stress hydrique ?* »
- **Kamelia Bouhraoua (2017)** M2 B2IPME, Univ. Bourgogne. « *Stress hydriques répétés chez le pois...existe-il un effet mémoire ?* »
- **Mégane Couchoud (2016)** M2 B2IPME, Univ. Bourgogne. « *Perception membranaire et signalisation précoce de cellules racinaires de génotypes de *Medicago truncatula* contrastés pour leur réponse au polyéthylène glycol.* »
- **Camille Sorin (2015)** M2 BOP, Univ. Bourgogne. « *Stratégies d'acclimatation et de récupération du pois sous contraintes hydriques répétées.* »
- **Arnaud Fourrey (2012)** M2 BOP, Univ. Bourgogne. « *Le mode de nutrition azotée du Pois (*Pisum sativum*) induit-il une modulation de sa réponse à un stress hydrique du sol ?* »

✧ Encadrement de Master 1

- **Coraline Olive (2019)** M1 B2IPME, Univ. Bourgogne. « *Caractérisation du Trade off pour l'allocation du carbone entre racines et nodosités chez une diversité d'espèces de légumineuses à graines.* »
- **Malya Messaoud-Nacer (2018)**, M1 BCPP, Univ. Paris Diderot. – co-encadrement R. Barnard (INRA Dijon) « *Impact d'un déficit hydrique sur *Pisum sativum* cv. *Kayanne* cultivé dans du sol en Rhizotubes®.* »
- **Chérif Diatta (2018)**, M1 B2IPME, Univ. Bourgogne. « *Stratégies racinaires de trois espèces de légumineuses en réponse au stress hydrique sous fortes températures.* »
- **Manon Connault (2017)**, M1 B2IPME, Univ. Bourgogne. « *Caractérisation des stratégies racinaires de réponses au stress hydrique dans une core-collection de génotypes de légumineuse.* »
- **Yann Renard (2015)**, M1 SCM, Univ. Bourgogne. - co-encadrement V. Vernoud (INRA Dijon) « *Analyse transcriptomique de la réponse du Pois au stress hydrique.* »
- **Paul Agnus (2014)**, M1 B2IPME, Univ. Bourgogne. – co-encadrement Y. Gibon (INRA Bordeaux) – « *Optimization for the determination of enzyme activities in various pea tissues.* »
- **Jérémie Marolleau (2014)**, M1 B2IPME, Univ. Bourgogne. - co-encadrement V. Vernoud (INRA Dijon) – « *Effet d'un stress hydrique de début et de fin de cycle chez le Pois.* »
- **Camille Sorin (2014)**, M1 BOP, Univ. Bourgogne. « *Lien entre la diversité des communautés microbiennes du sol et la stabilité d'une culture de pois en conditions hydriques limitantes.* »
- **Bérengère Girard (2013)** (Ingénieur AgroSup Dijon). « *Effet d'un stress hydrique sur l'architecture du système racinaire d'une plante de pois* »

✧ Encadrement d'autres stages

- **Guillaume Mutin (2019)**, UGECAM. « *Interaction plante-microorganismes lors de stress hydriques du sol.* »
- **Barthélémy Devay, Romain Lassausse, Alexis Heintz (2018)**, Cycle Prépa AgroSup Dijon – co-encadrement V. Bourion (INRA Dijon). « *L'architecture des plantes de pois : un levier pour améliorer leur tolérance aux stress abiotiques.* »
- **Lucie Develay (2018)**, L2, Univ. Bourgogne. « *Réponse d'un mutant de pois à un stress hydrique en conditions de fortes températures.* »
- **Camille Voisin (2018)**, L3, Univ. Bourgogne. « *Réponse d'un mutant de pois à l'interaction stress hydrique x fortes températures.* »
- **Sophie Dubois (2014)**, IUT Clermont Ferrand. « *Lien entre la diversité des communautés microbiennes du sol et la stabilité d'une culture de pois en conditions hydriques limitantes.* »
- **Jessica Boursier (2012)**, L3 BOP, Univ. Bourgogne. « *Mise au point d'une méthode permettant d'induire un stress hydrique chez des cultures expérimentales en hydroponie.* »
- **Sophie Baubil (2010)**, L2, Ecole de Purpan. « *Methodological set-up for analyses of water stress effects on soybean plants.* »

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT

- Depuis 2012 :** Cours magistral et TP/TD *Nutrition azotée des légumineuses* (~ 6 heures/an), Master 1 B2IPME, Université de Bourgogne.
- 2017 :** GRADUATE INVITED LECTURE on “*Advances in plant adaptation to Fluctuating Water constraints: Towards the conception of Pea ideotypes adapted to water deficit conditions*” for the advanced course on “*Advances in breeding and agronomy for improving sustainability and quality of grain legume crops*”, CIHEAM, IAMZ, Zaragoza, Spain. 26-20 October 2017. Cours adressé à des étudiants en master, des professionnels de la recherche publique et privée.
- 2016 :** Cours magistral *Nutrition hydrique et Stress*, 1^{ère} année d'ingénieur AgroSup Dijon, spécialité Agronomie (3 heures).
- 2006-2008 :** TP *Clonage de gènes L1 et L2* (90 heures) Extraction d'ADN, IUT d'Avignon, option Agronomie
- 2006-2008 :** TD *Modélisation de l'architecture du système racinaire*, Master Biologie et Environnement (9 heures), Université d'Avignon.

EXPERTISE ET SERVICES

✦ Comités de pilotage de thèse

- Béatrice Lefebvre-Wolff (2020-...) Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères (URP3F), Lusignan. « *Analyse et modélisation de la performance des génotypes de luzerne au sein de peuplements prairiaux génétiquement hétérogènes* » (Directeurs de thèse : B. Julier, G. Louarn)
- Amélie Morin (2019-...) UMR Écologie et Biologie des Interactions, Université de Poitiers. « *Flux de carbone optimisé pour une amélioration du rendement et de la tolérance au stress hydrique chez le pois (Pisum sativum)* » (Directeurs de thèse : R. Lemoine, N. Pourtau)
- Tariq Shah (2019-...) UMR Agroécologie, INRAE Dijon. « *Contribution du biofilm microbien racinaire (et des substances extracellulaires polymériques en générale) sur la résistance des plantes au stress hydrique.* » (Directeurs de thèse : S. Jacquiot & M. Blouin)
- Charlotte Henriot (2015-2019) UMR Agroécologie, INRA Dijon. « *Stress hydrique et nutrition soufrée chez le pois : étude des réseaux géniques et protéiques associés* » (Directrices de thèse : K. Gallardo & V. Vernoud)

✦ Jury de soutenance de thèse

- Coffi Cakpo (2019) UR PSH, INRA Avignon. « *Analyse multi-espèces de la croissance et du métabolisme des sucres en lien avec la qualité des fruits : approche par modélisation écophysiologique* »
- Alexandre Arbex De Castro Vilas Boas (2018) UR PSH & UMR SQPOV, INRA Avignon. « *Comment piloter au champ la qualité de la tomate d'industrie ? Impact du stress hydrique, du génotype et des procédés sur la qualité finale des produits transformés* »

✦ Jury de soutenance de Master

- 2019 :** Jury de soutenance de stages Master B2IPME (3 rapports), Université de Bourgogne
- 2012-2018 :** Jury de soutenance de stages Master BOP (~ 12 rapports / an), Université de Bourgogne.
- 2011 ; 2016 :** Jury de soutenance de mémoire de fin d'études Ingénieur (2 rapports), AgroSup Dijon

✦ Évaluation de projets

- INRAE-Département AgroEcoSystem (3 projets en 2020)
- Climate Smart Agriculture, Coopération Inde – Hollande (1 projet en 2020)
- Équipements de recherche mutualisés Paris-Saclay (1 projet en 2020)
- ANR-Bourses CIFRE (1 projet en 2020)
- SFR-TERSYS (10 projets en 2019, 8 projets en 2020,...)
- Conseil Régional Nouvelle Aquitaine (2 projets en 2019)
- INRA-Département BAP (1 projet en 2019)
- ECOS-Sud, Coopération France – Argentine (1 projet en 2019)
- CONICYT – Chili (1 projet en 2018)

✦ Évaluation d'articles

- 31 articles évalués depuis 2011 (*European Journal of Horticultural Sciences, Frontiers in Plant Sciences, Cells, Agronomy, Plant and Soil, Plos One, Plants...*) <https://publons.com/researcher/1639507/marion-prudent/>

- Co-édition avec V. Vernoud d'une Special Issue dans *Agronomy* intitulée « Legume breeding and genetic improvement for adaptation to climate change ». *En cours*

✧ **Jury de concours**

- INRAE, Concours Ingénieur d'Études en expérimentation dispositifs innovants en agroécologie (2020)
- *Présidente de jury*
- INRA, Concours Chargé de Recherches en écophysiologie (2019) – *Membre de jury*

✧ **Membre nommée du Conseil Scientifique de la SFR Tersys, Avignon (2019-...)**

✧ **Membre nommée de la section « Plantes Protéagineuses » du CTPS (2020-...)**

PARTICIPATION A LA VIE COLLECTIVE

✧ **Responsable de l'équipe d'Écophysiologie des légumineuses – Pôle GEAPSI de l'UMR Agroécologie (2019-...)** : Animation et stratégie scientifique, gestion financière et RH.

✧ **Co-Responsable de l'équipe d'Écophysiologie des légumineuses – Pôle GEAPSI de l'UMR Agroécologie avec A.S. Voisin (2018-2019)** : Animation et stratégie scientifique, gestion financière.

✧ **Membre élue au Conseil Scientifique du département INRAE-AgroEcoSystem (2020-...)**

✧ **Membre élue au Conseil Scientifique de l'UMR Agroécologie (2017-...)**

✧ **Membre élue au Conseil de Service de l'UMR Agroécologie (2012-2016)**

✧ **Membre élue au Conseil de l'UFR Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement (2013-2016)**

✧ **Membre du groupe qualité de l'UMR Agroécologie (2014-...)**

✧ **Membre d'un jury professionnel** sur le centre de Dijon suite à la préconisation du renouvellement de la période probatoire d'un agent recruté sur poste handicap. (2012)

✧ **Membre du réseau « AgroSym »** inter-départements INRAE

✧ **Membre du réseau « Qualité des produits récoltés »** du département INRAE-AgroEcoSystem

✧ **Membre du réseau « Roots »** regroupant des chercheurs français INRAE / CNRS / Universitaires

FORMATIONS PROFESSIONNELLES

- Formation Management d'équipe en période d'incertitudes (2020)
- Formation Management de proximité (2019)
- Formation au Risque incendie (2016)
- Participation aux assises du département Environnement et Agronomie de l'INRA (2015)
- Formation Professionnalisation pédagogique des Directeurs de thèse, par Sud Performance (2014)
- Formation Risques chimiques (2014)
- École chercheur INRA Idéotypes (2012)
- Formation Rédaction scientifique en anglais (2011)
- Formation Statistiques des petits échantillons (2011)
- Séminaire « Intensification écologique » du département Environnement et Agronomie de l'INRA (2011)
- Séminaire « Bouclage des cycles N et P, stockage de C dans les sols » (2011)
- Formation Présentation des résultats scientifiques en anglais (2007)

INTRODUCTION

Agronome de formation, mes premiers travaux de recherche ont concerné des aspects de génomique fonctionnelle (optimisation de méthode de transformation génétique chez la tomate, 2004, INRA Avignon) et de génomique évolutive (sur des analogues de gènes de résistance aux maladies chez le caféier, 2005, IRD Montpellier). Ces stages intégrés dans mon parcours d'école d'ingénieur m'ont permis d'identifier la recherche comme une évidence pour mon parcours professionnel : lieu de créativité, d'échanges contradictoires, de diversité...

J'ai ensuite choisi un sujet de thèse qui s'insérait dans un contexte pluridisciplinaire original : « Analyse des variations de poids et de teneurs en sucres du fruit de tomate par une approche intégrative combinant des études écophysiological, génétique et moléculaire » à l'INRA d'Avignon et encadrée en écophysiological par Michel Génard et Nadia Bertin (UR Plantes et Systèmes de Culture Horticoles) et en génétique par Mathilde Causse (UMR Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes). C'est véritablement au cours de la thèse (2005-2009) que j'ai pris conscience de ma sensibilité pour les approches « multi » : multi-disciplinaires, multi-échelles, multi-collaborateurs,...qui me paraissent encore aujourd'hui nécessaires pour aboutir à une vision intégrée du fonctionnement de la plante.

A l'issue de ma thèse (2009), j'ai été recrutée à l'INRA comme Chargée de Recherche 2nde classe pour travailler sur la thématique « Analyse des interactions entre environnement hydrique du système racinaire nodulé et nutrition azotée des légumineuses », au sein de l'UMR LEG de Dijon, dans l'équipe d'Écophysiological animée alors par Christophe Salon. Dès mon recrutement, j'ai choisi de réaliser un projet post-doctoral à l'étranger me permettant d'aborder le nouveau champ thématique sur lequel j'avais été recrutée, tout en me permettant de privilégier une méthodologie pluri-disciplinaire. Ce post-doctorat de 12 mois au Canada en 2010 (Université Mc Gill et Trent University) a porté sur « L'adaptation du système racinaire nodulé du soja à des conditions hydriques fluctuantes ». Cette expérience m'a initiée d'une part aux méthodologies associées aux questions de recherche liées au stress hydrique du sol, et d'autre part aux problématiques liées aux interactions plante-microorganismes, puisqu'il s'agissait de tester l'application de molécules produites par des bactéries (lipochito-oligosaccharides et thuricin-17), comme méthode innovante de lutte contre le stress hydrique chez le soja.

A mon retour de post-doctorat en 2011, l'environnement Dijonnais était en forte mutation : une très grande unité (TGU), aujourd'hui **UMR Agroécologie**, était en train de se constituer dans le but de progresser dans les connaissances autour de la conception des systèmes de culture innovants respectueux de l'environnement. En effet, avec la poursuite de la croissance démographique, l'intensification de l'agriculture, et le changement climatique, l'agriculture est confrontée au double challenge de nourrir la planète comportant une population toujours plus nombreuse et d'être durable en préservant les ressources (biodiversité, sols, eau, climat,...), et ce dans un environnement climatique changeant. **Ce challenge nécessite de pouvoir fournir une alimentation humaine et animale en quantité suffisante et de bonne qualité via la conception de systèmes agricoles utilisant moins d'intrants, plus respectueux de l'environnement, délivrant les services écosystémiques attendus de la biodiversité.** C'est donc dans un contexte de forte pluri-disciplinarité (génétique, écophysiological, physiologie moléculaire, écologie végétale, écologie microbienne et agronomie), propice au renouvellement des questions scientifiques orientées vers l'agroécologie que j'ai pu construire le projet de recherche que j'ai développé jusqu'à ce jour.

Les **démarches de biologie intégrative, qui ont constitué le fil rouge** de l'ensemble de mes travaux de recherche, seront illustrées dans ce mémoire au sein de deux Axes thématiques principaux : un axe concernant la qualité des produits récoltés (Axe 1), et un axe concernant la valorisation des interactions plante-microorganismes favorisant le prélèvement des ressources azotées en conditions hydriques fluctuantes (Axe 2). Si l'Axe 1 a majoritairement été abordé au cours de mon doctorat et l'axe 2 après mon doctorat, il est à noter que les travaux sont présentés par thématique et ne sont donc pas nécessairement dans l'ordre chronologique. Par ailleurs, les travaux ayant fait l'objet d'une publication seront présentés de manière beaucoup plus synthétique que ceux étant encore en cours de valorisation.

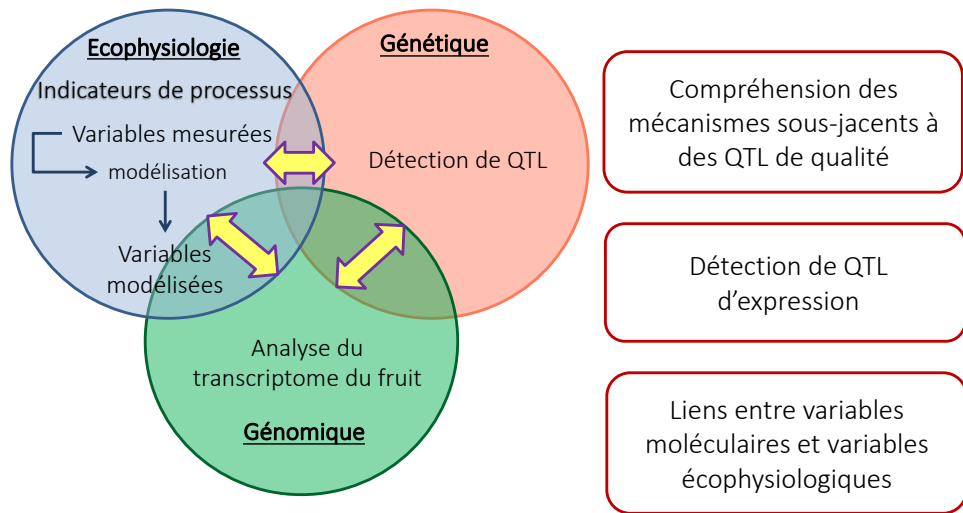


Figure 1 : Démarche pluri-disciplinaire alliant écophysiologie, génétique et génomique pour disséquer les processus sous-jacents à l'antagonisme taille – teneur en sucres du fruit de tomate.

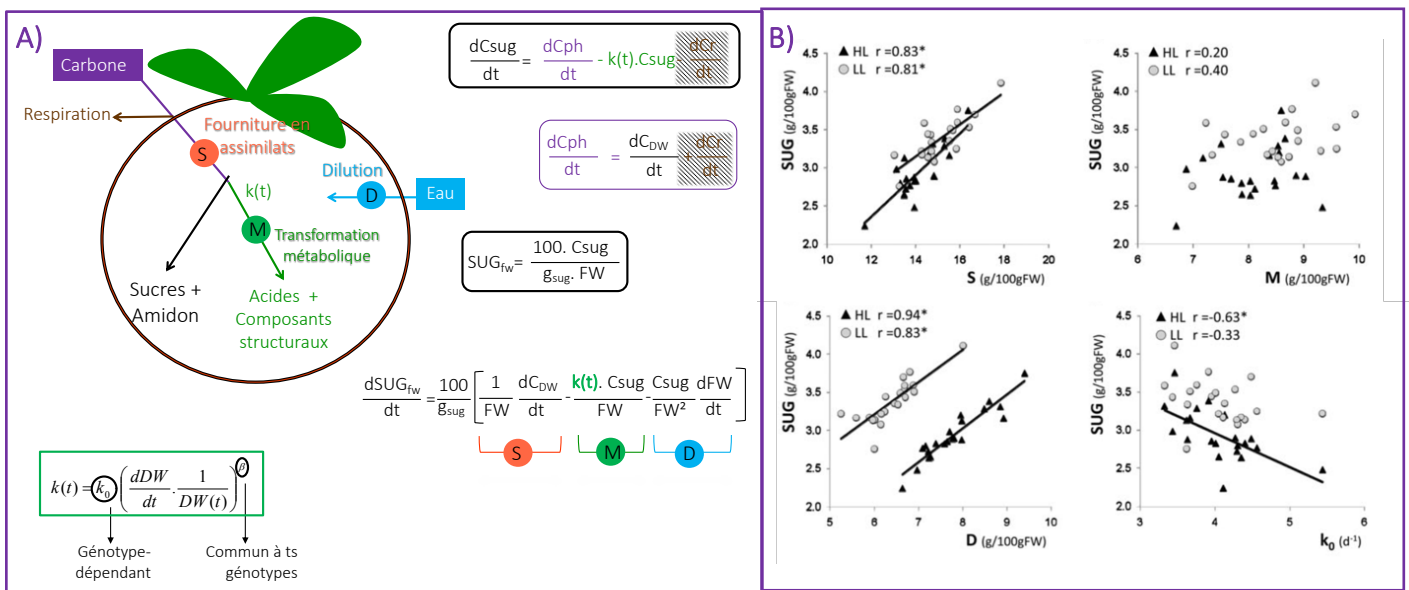


Figure 2 : Le modèle « sucres » simplifié.

A- Description du modèle « sucres » simplifié. Les variables d'entrée sont les taux de croissance en matière fraîche (FW en g) et en matière sèche (DW en g) du fruit. La variation de teneur en sucres du fruit (SUG_{fw} en $(g/100gFW)^{-1}$) pendant une durée dt est calculée à partir de la variation de trois composantes : la fourniture en assimilats (S), la transformation métabolique (M) du carbone en composés autres que les sucres et la dilution (D) due au changement de volume du fruit provoquée par l'entrée d'eau. La variable $k(t)$ est le taux de consommation des sucres pour la synthèse d'autres composés, et a été définie comme une fonction du temps et du taux relatif de croissance du fruit (RGR). Son paramètre k_0 est un paramètre génétique reflétant la valeur de k quand le RGR est égal à 1, et son paramètre β sans dimension, qui est commun à tous les génotypes et les deux charges en fruits a été estimé à 1.36.

B- Relations entre la concentration en sucres solubles du fruit (SUG) et les variables estimées par le modèle (S, M et D) ainsi que le paramètre génétique k_0 (reflétant le taux de consommation des sucres pour la synthèse d'autres composés). Chaque point correspond à un génotype conduit sous des conditions de forte (HL: triangles) ou faible charge en fruits (LL: cercles). Des corrélations de Pearson (r) entre les variables ont été calculées séparément pour chaque charge en fruits. Les astérisques indiquent que les corrélations sont significatives au seuil de 5%.

AXE 1 : DEMARCHE DE BIOLOGIE INTEGRATIVE POUR L'AMELIORATION DE LA QUALITE DES PRODUITS RECOLTES

1.1 Contexte et démarche

La tomate, en étant le légume frais préféré des Français avec une consommation de 14 kg par personne et par an, a malheureusement pâti de cette forte demande des producteurs et des distributeurs. En effet, en se focalisant sur une amélioration de l'espèce vis-à-vis du rendement, de l'aspect du fruit, ou de la bonne conservation, la sélection pour la tomate des années 2000 s'est faite au détriment de sa qualité organoleptique. En particulier, l'un des problèmes majeurs révélé par cette sélection est l'antagonisme récurrent entre taille du fruit et teneur en sucres solubles du fruit, rendant les fruits de moyen et gros calibres beaucoup moins savoureux que ceux de plus petits calibres.

Dans ce contexte de nécessité d'amélioration de la qualité organoleptique de la tomate, mes travaux de thèse ont eu pour objectif de mieux caractériser **l'origine physiologique et génétique des relations antagonistes existant entre taille du fruit de tomate et sa teneur en sucres**. Plus précisément, les objectifs étaient de **(i)** localiser les régions chromosomiques impliquées dans l'élaboration des caractères de qualité tels que le poids, les teneurs en matière sèche et en sucres du fruit, **(ii)** d'évaluer l'influence d'une disponibilité accrue en carbone vers le fruit au niveau phénotypique, génétique et moléculaire, et **(iii)** mieux comprendre quels processus écophysiologiques étaient sous-jacents à l'élaboration des trois caractères, au niveau de chaque région chromosomique identifiée, et pour chaque condition de disponibilité en carbone. Pour cela, la démarche entreprise a consisté en une combinaison d'approches avec et sans *a priori*, mêlant expérimentation et modélisation (**Figure 1**). Les travaux de thèse ont donné lieu à 4 publications [PUB1 - 4] dont les principaux résultats sont présentés en partie 1.2.

De manière concomitante, des études écophysiologiques similaires ont été menées sur la baie de raisin à l'INRA de Bordeaux. Les travaux issus de la thèse ZhanWu Dai (Dai, 2009), ont montré qu'en réponse à une modification de la disponibilité en carbone, les baies de raisin présentaient des patterns de réponse (en terme de croissance et de teneur en sucres) proches de ce que j'avais pu observer chez la tomate. Aussi, nous avons souhaité évaluer si une certaine généralité pouvait être établie entre ces deux espèces, en lien avec la disponibilité en carbone, sur une relation très simple : le lien entre nombre de graines et taille du fruit. Ce travail a donné lieu à 2 publications [PUB6], [PUB14] dont les principaux résultats sont présentés en partie 1.3.

1.2 Compréhension de la relation taille du fruit – teneur en sucres du fruit de tomate

Lors de deux années d'expérimentation, des mesures écophysiologiques à l'échelle de la plante entière ou du fruit caractérisant la force de puits du fruit, la force de source foliaire, les flux d'eau et des variables morphologiques et biochimiques du fruit ont été réalisées sous deux conditions de charge en fruits (modulation de la disponibilité en carbone vers le fruit) et sur une population de 20 lignées d'introgession. Cette population était issue d'un croisement entre Moneyberg, une variété cultivée caractérisée par des fruits d'assez gros calibre et présentant une faible teneur en sucres, et *Solanum Chmielewskii* LA1840, une accession sauvage caractérisée par des fruits de petit calibre et une teneur en sucres élevée. L'augmentation de la disponibilité en carbone (diminution de la charge en fruits) a augmenté significativement la valeur de la plupart des caractères observés et les interactions génotype x disponibilité en carbone ont été significatives pour la majorité des variables. Le calcul de corrélations inter- et intra- génotypiques entre les variables, a révélé des relations antagonistes entre poids et teneur en matière sèche du fruit ou entre nombre et taille de cellules du péricarpe, mais uniquement en situation de compétition pour les assimilats. Cela suggère que **les relations existant entre poids et qualité du fruit seraient principalement liées à la force de puits au travers de la division cellulaire, dont l'intensité serait modulée par la disponibilité en carbone**.

Afin de disséquer des processus sous-jacents à la teneur en sucres du fruit, un modèle écophysiologique « sucres » a été construit en adaptant le modèle existant sur pêche (Quilot *et al.*, 2004) au fruit de tomate. Le carbone arrivant dans le fruit depuis le phloème (C_{ph}) est utilisé pour la respiration (C_r), la synthèse de sucres

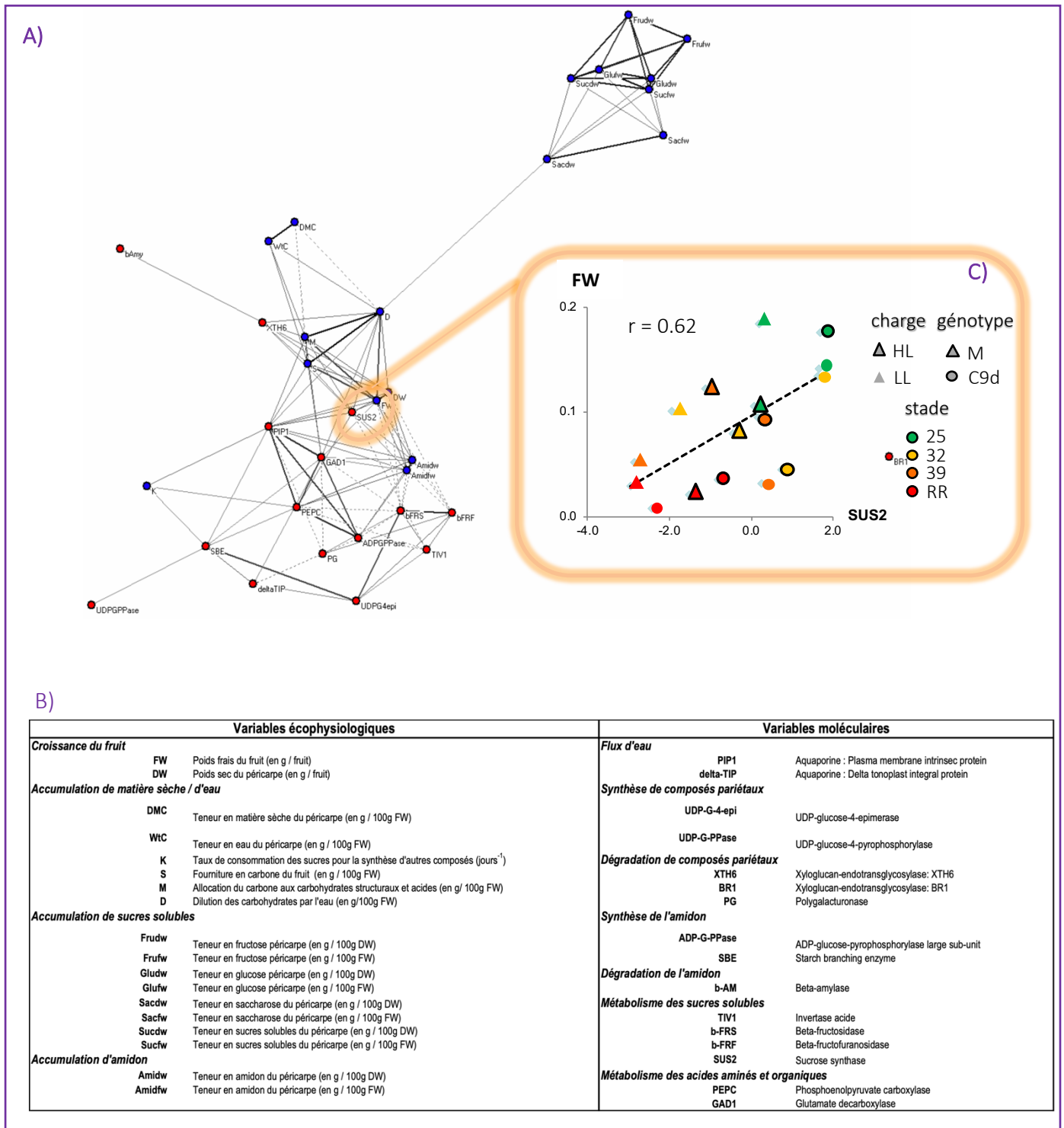


Figure 3: Relations entre variables écophysiologicalues et moléculaires.

A- Réseau neuronal de corrélations significatives au seuil de 5% entre variables écophysiologicalues (en bleu) et moléculaires (en rouge) calculées sur les cinétiques de développement (5 stades pendant l'expansion et la maturation du fruit) chez deux génotypes et sous deux conditions de disponibilité en carbone (charge en fruits). Les lignes pleines indiquent une corrélation positive et les lignes pointillées indiquent une corrélation négative. L'épaisseur des traits est proportionnelle à l'intensité de la corrélation. Les **variables écophysiologicalues et moléculaires** sont décrites en **B**. **C**- Zoom sur une corrélation positive au centre du réseau : la relation entre poids frais du fruit et le niveau d'expression du gène codant pour la saccharose synthase (SUS2).

(sucres solubles et amidon), et la synthèse de composés autres que les sucres (Figure 2A). L'utilisation de ce modèle et de ses variables S, M et D a été essentielle pour permettre la dissection, sous les deux conditions de disponibilité en carbone, des effets de la fourniture en assimilats (Variable S), de la transformation métabolique du carbone en d'autres composés que les sucres (Variable M), et de la dilution par l'entrée d'eau (Variable D), sur l'élaboration de la teneur en sucres finale du fruit. J'ai pu mettre en évidence que, quelle que soit la condition de disponibilité en carbone, la teneur en sucres du fruit était positivement corrélée à la fourniture en assimilats, et à l'effet de la dilution par l'entrée d'eau, mais pas à la transformation métabolique du carbone en d'autres composés que les sucres (Figure 2B). En étudiant l'effet d'une modification de la disponibilité en carbone sur chacun des génotypes étudiés, des groupes de génotypes ont pu être constitués et soulignent l'existence de fortes interactions génotype x charge en fruits, se produisant en particulier pour la fourniture en assimilats et la transformation métabolique [PUB 4].

↳ *Des co-localisations de QTL de variables écophysiological et de variables de qualité renseignent sur les processus écophysiological impliqués*

Pour chaque variable mesurée ou calculée, et séparément pour chaque condition de disponibilité en carbone, une recherche des régions chromosomiques impliquées dans leurs variations a été menée (détection de QTL) [PUB1 ; PUB 4]. Tous les processus écophysiological étudiés étaient sous contrôle génétique puisque des QTL ont été détectés pour chacun d'entre eux, et seulement 30% des QTL se sont révélés stables sous les deux conditions de disponibilité en carbone. De nombreuses co-localisations entre QTL de variables écophysiological et QTL de poids ou de teneur en sucres du fruit ont été identifiées et ont permis de formuler des hypothèses sur les processus écophysiological sous-jacents au QTL de qualité du fruit [PUB 4]. En particulier, il a été montré qu'au niveau génétique, **l'antagonisme entre poids et teneur en sucres du fruit pourrait être dû soit à un faible taux de transformation du carbone en d'autres composés que les sucres, soit à des effets simultanés d'une forte fourniture en assimilats, une forte transformation métabolique et une forte dilution par l'eau.**

↳ *La disponibilité en carbone modifie le transcriptome et le métabolome du fruit pendant son expansion cellulaire – liens avec les variables écophysiological*

Des données transcriptomiques de fruits en début de phase d'expansion cellulaire, obtenues par microarrays ont permis de mettre en évidence des catégories de gènes (i) spécifiquement sous-exprimées en conditions de forte disponibilité en carbone comme celles liées au métabolisme carboné, aux heat-shock protéines ou aux signaux auxiniques et (ii) d'autres spécifiquement sur-exprimées comme celles liées au métabolisme azoté, aux signaux cytokiniques ou aux facteurs de transcription de type WRKY. **L'analyse en cinétique au cours du développement du fruit (5 stades depuis le début de la phase d'expansion cellulaire à maturité) de l'expression de quelques gènes a montré que les interactions observées entre génotype et disponibilité en carbone étaient souvent liées à un décalage dans le temps plus qu'à une réelle sur- ou sous-expression [PUB2].** Afin de voir s'il était possible de faire un lien entre variables écophysiological et variables moléculaires, un réseau neuronal de corrélations a été construit (Figure 3), et a mis en évidence des liens entre certains gènes codant pour des aquaporines ou des enzymes impliquées dans le métabolisme carboné et des variables écophysiological comme les vitesses d'accumulation des matières fraîche / sèche du fruit, ou de l'amidon. **Si l'on se place dans une démarche d'intégration de données transcriptomiques au sein d'un modèle écophysiological, peu de gènes devraient être pris en compte en raison de leur forte corrélation.** Par exemple, le seul maillon indispensable à la prédiction de la teneur en sucres solubles du fruit est la vitesse d'accumulation de l'eau dans le fruit (D), qui peut être expliquée par l'expression de gènes codant pour une enzyme clé du métabolisme des sucres (saccharose synthase), une aquaporine, une enzyme de dégradation des parois cellulaires, et une enzyme intervenant dans le métabolisme des acides aminés. Une collaboration avec le Max Planck Institute (Ti Phuc Do, et Alisdair Fernie) a permis de caractériser les métabolites contenus dans les fruits au cours de leur développement et sous les deux niveaux de charge en fruits [PUB3]. Ces analyses ont révélé

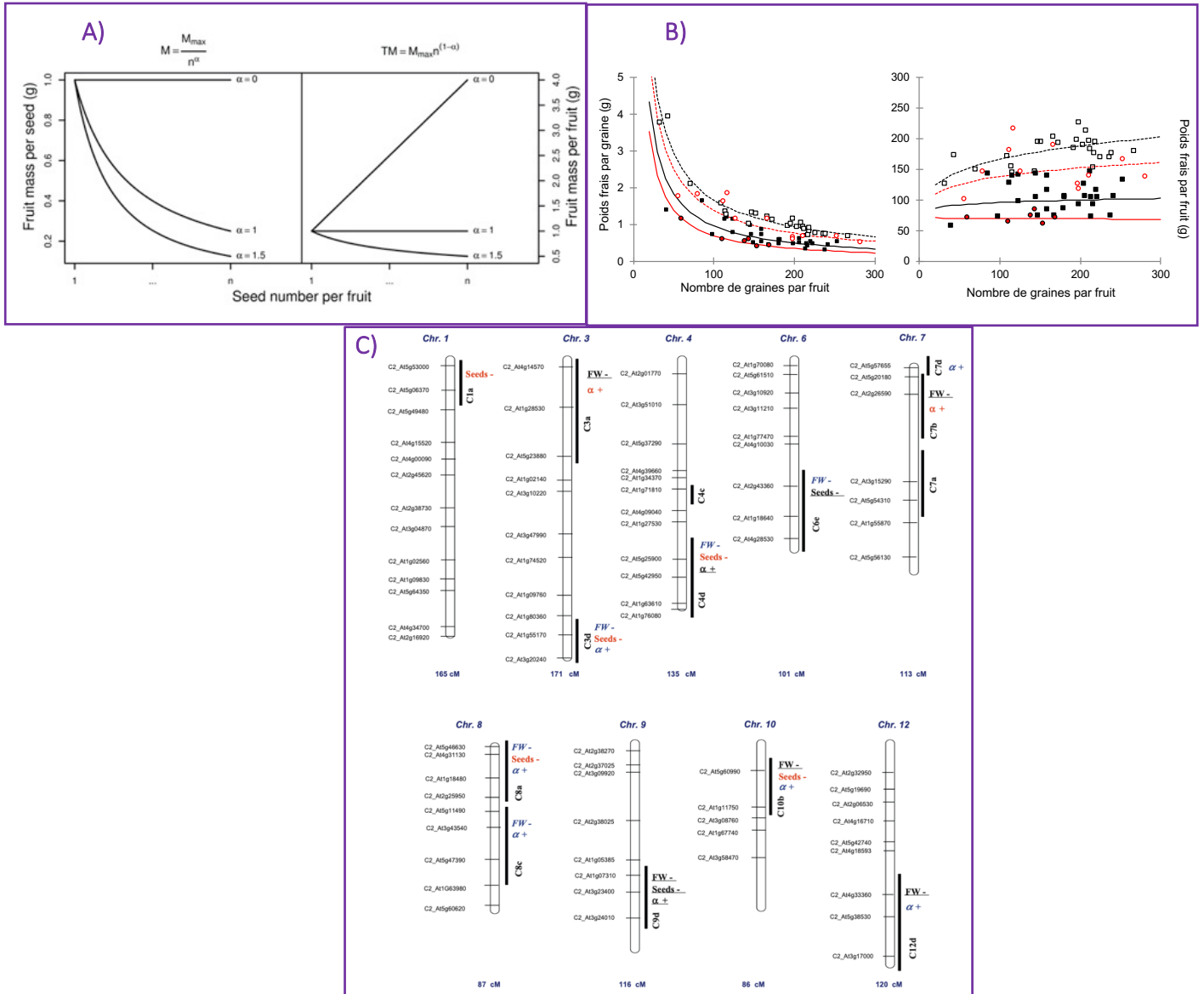


Figure 4 : Le modèle de compétition pour les ressources.

A- Description du modèle simple. Ce modèle est issu des lois universelles de l'allométrie (Enquist, 2002) et a été adapté à la théorie de la compétition par Lescourret & Génard (2003). TM est la masse totale de la population (masse du fruit), n est le nombre d'individus dans la population (nombre de graines par fruit), M est la masse d'un individu dans la population (poids frais du fruit par graine), M_{max} est un paramètre reflétant le poids potentiel qu'un individu peut atteindre en l'absence de compétition pour des ressources et α est un paramètre reflétant le niveau de compétition entre les individus de la population, déterminant la forme de la relation. **B-** Chez deux génotypes de tomate (C3a en rouge et MoneyBerg en noir), et sous deux disponibilité en carbone vers le fruit (forte = pointillés ; faible = ligne pleine) les **relations entre nombre de graines et poids frais du fruit total ou par graine** ont été représentées (points = données observées ; simulations du modèle = lignes). **C- Cartographie des QTLs** de poids frais de fruits (FW), de nombre de graines (Seeds) et de paramètre α (sensibilité à la compétition pour les ressources).

qu'une disponibilité accrue en carbone entraînait une augmentation des teneurs en acides aminés dans le fruit, dont l'intensité dépendait de l'âge du fruit et qu'il existait un décalage dans le temps de l'accumulation de certains métabolites, ce qui confortant ainsi les conclusions obtenues à partir des données transcriptomiques.

1.3 L'élaboration de la taille du fruit : focus sur les relations de compétition pour les ressources chez la tomate et la baie de raisin

De nombreux processus physiologiques interviennent dans la croissance des fruits (flux de carbone et d'eau, endoreduplication de l'ADN, division et expansion cellulaire...), mais le nombre de graines présentes dans les fruits est également un facteur déterminant pour la taille des fruits chez de nombreuses espèces (Varga & Bruinsma, 1976 ; Cawthon & Morris, 1982). Avec des collègues bordelais (ZhanWu Dai, UMR EGFV) et Avignonnais (Michel Génard, UR PSH), nous avons utilisé, chez la tomate et la baie de raisin, une combinaison d'approches de modélisation écophysiologique par un formalisme simple et de génétique, afin de **(i)** déterminer le potentiel génétique de génotypes en termes de nombre de graines et de poids de fruits et **(ii)** quantifier le niveau de compétition pour les ressources entre les fruits. Ce travail, réalisé après ma thèse, a consisté en l'utilisation d'un modèle simple décrivant la compétition pour les ressources entre les graines, qui s'est avéré applicable à la fois aux fruits de tomate et aux baies de raisin (**Figure 4**). Il a mis en évidence une compétition pour les ressources « sous-compensatoire » (c'est-à-dire pour laquelle la taille du fruit augmente avec le nombre de graines dans le fruit) dans les cultivars de raisin et de tomate, et des réponses contrastées aux changements de disponibilité en carbone en fonction du génotype de tomate considéré. Par ailleurs, l'étude génétique, en révélant des co-localisations de QTLs entre la taille du fruit et les paramètres du modèle, a permis de fournir des indices quant aux processus sous-jacents à la détermination du poids frais des fruits au niveau de plusieurs loci. **Ces résultats ont fourni un nouvel aperçu de la relation entre la taille des fruits et le nombre de graines, en suggérant le rôle possible de la sensibilité des plantes à la compétition pour les ressources comme élément déterminant de la taille du fruit [PUB6], [PUB14]. Ceci pourrait avoir des implications pour la sélection des cultures fruitières, basée par exemple sur la réduction du nombre de graines sans changer la taille des fruits.**

1.4 Conclusion de l'Axe 1

Par la combinaison d'approches de caractérisation expérimentale, d'analyse et de modélisation en lien avec des disciplines variées comme l'écophysiologie, la génétique, la génomique et la métabolomique, ces travaux ont conduit à des avancées dans la compréhension du fonctionnement du fruit, en réponse à des modifications de la disponibilité en carbone. La démarche entreprise a apporté des éléments nouveaux dans chacune des disciplines abordées. En effet, la recherche de processus écophysiologiques sous-jacents à des QTL de taille ou de qualité du fruit permet de voir dans quelle mesure la région du QTL est sensible aux modifications de l'environnement mais aussi de cibler des gènes candidats fonctionnels. Les analyses transcriptomique et métabolomique permettent d'identifier des processus non choisis *a priori* et donnent donc des pistes d'amélioration de la structure des modèles existants. Par exemple, les observations faites sur les relations entre l'allocation du carbone vers le métabolisme carboné ou vers le métabolisme azoté pourraient indiquer qu'elles doivent être prises en compte dans l'élaboration d'un modèle écophysiologique de type « fruit virtuel », représentant l'élaboration de la taille du fruit et de sa qualité. Par ailleurs, la construction de réseaux neuronaux de corrélations entre variables écophysiologiques et moléculaires, ou plus largement l'exploration de méthodes d'intégration de données hétérogènes, semble être prometteuse pour identifier des gènes clés impliqués dans le déterminisme écophysiologique des caractères complexes. Ainsi, l'utilisation de modèles écophysiologiques dans un cadre d'amélioration génétique d'une espèce (« sélection assistée par modèle écophysiologique ») apparaît comme étant un outil intéressant à déployer sur d'autres modèles biologiques. J'ai d'ailleurs pu développer cette idée plus tard en participant à la rédaction d'un papier d'opinion sur le design de systèmes de culture multi-performants [PUB9].

AXE 2 : DEMARCHE DE BIOLOGIE INTEGRATIVE POUR LA VALORISATION DES INTERACTIONS PLANTE-MICROORGANISMES FAVORISANT LE PRELEVEMENT DES RESSOURCES AZOTEES EN CONDITIONS HYDRIQUES FLUCTUANTES

2.1 Contexte général, problématique et démarche adoptée

↳ Contexte général et problématique

En Europe, les légumineuses à graines sont cultivées pour leurs graines riches en protéines, à des fins principalement de nutrition animale, mais aussi d'alimentation humaine. Les légumineuses ont la particularité de pouvoir acquérir l'azote (N) par deux voies : par l'assimilation de l'azote minéral (nitrate (NO_3^-) ou ammonium (NH_4^+)) contenu dans le sol par les racines mais aussi par fixation de l'azote atmosphérique (N_2) par les nodosités, organes résultant d'une symbiose avec certaines bactéries du sol (genus *rhizobium*). Ainsi, les légumineuses ne nécessitent pas d'apports azotés et constituent d'excellentes têtes de rotation grâce à leur effet précédent qui permet (i) d'augmenter le rendement des cultures suivantes tout en réduisant leur fertilisation azotée, en restituant au sol une partie de l'azote assimilé via la minéralisation de leurs résidus de culture et (ii) de réduire l'utilisation de produits phytosanitaires à l'échelle de la rotation en cassant le cycle de certains bio-agresseurs. De ce fait, les légumineuses peuvent contribuer à l'atténuation du changement climatique (Jensen *et al.*, 2012).

Les légumineuses constituent cependant un faible pourcentage de la sole dans l'agriculture européenne en raison notamment de (i) l'instabilité de leur rendement, (ii) leur progression plus faible que les autres grandes cultures limitant ainsi leur intérêt pour les agriculteurs (Guéguen *et al.*, 2008) et (iii) leur teneur en protéines relativement instable.

Les facteurs abiotiques (fortes températures, stress hydrique) et biotiques (maladies fongiques) expliquent une grande part des variations du rendement et de la teneur en protéines des graines de pois (Guilioni *et al.*, 2003; Vadez *et al.*, 2012). Or les changements climatiques actuels augmentent la fréquence de ces contraintes (IPCC, 2007). A titre d'exemple, depuis l'an 2000, pas moins de 11 années ont été marquées par des stress fortes températures, des déficits hydriques ou une combinaison des deux et ont impacté le rendement du pois de printemps (communication personnelle, V. Biarnès, Terres Inovia). Le rendement moyen du pois en France a été historiquement faible en 2011, année marquée par une sécheresse et de fortes températures en avril-mai (37,1 q/ha, UNIP, 2012).

C'est dans ce contexte que s'inscrivent les problématiques de recherche du **pôle GEAPSI** de l'UMR Agroécologie, auquel je suis rattachée, dont l'objectif est d'étudier les déterminismes génétiques et environnementaux de l'adaptation des légumineuses aux contraintes environnementales. Notre pôle, constitué de trois équipes (ECP, FILEAS et EcoLeg, voir Figure 5B), regroupe des expertises en génétique, génétique des populations, physiologie moléculaire, biologie cellulaire, et écophysiologie.

Au sein de **l'équipe EcoLeg⁷ d'écophysiologie** du pôle GEAPSI, que j'ai intégrée lors de mon recrutement et que j'anime aujourd'hui, l'objectif général est de contribuer à la **conception d'idéotypes de légumineuses annuelles valorisant les interactions avec les microorganismes du sol et adaptées au changement climatique**. Nos travaux peuvent se décliner en quatre thématiques principales :

↳ L'étude de la réponse des plantes ou peuplements aux stress abiotiques simples, répétés ou combinés de début de cycle (températures hivernales, stress hydrique du sol) et/ou de fin de cycle (fortes températures, stress hydrique).

↳ La caractérisation de la mise en place des interactions trophiques (incluant l'étude de la rhizodéposition) entre légumineuses et communautés microbiennes du sol (dont les symbiotes) et de leur impact sur la nutrition hydro-minérale de la plante.

⁷<https://www6.dijon.inrae.fr/umragroecologie/Poles-de-Recherches/Determinismes-Genetiques-et-Environnementaux-de-l-Adaptation-des-Plantes/Presentation-des-equipes-de-recherches/Ecophysiologie-des-Legumineuses-EcoLeg>

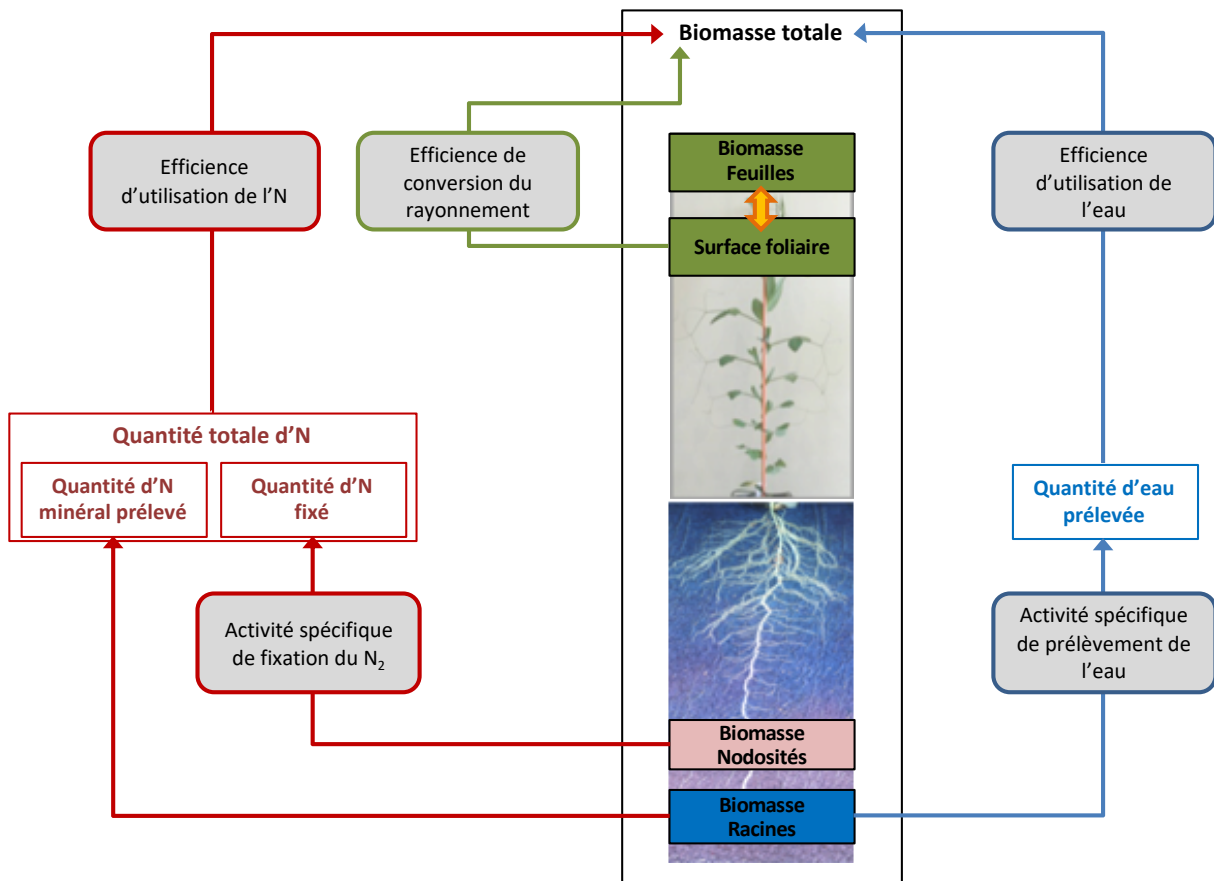


Figure 5 : Cadre d'analyse simplifié de type structure-fonction faisant intervenir les flux de carbone, d'azote (N) et d'eau au sein de la plante.

↳ L'analyse de la tolérance et de la résilience de la nutrition azotée de la légumineuse vis-à-vis du stress hydrique, en interaction avec les communautés microbiennes du sol.

↳ L'étude de l'impact des régimes de précipitation sur les interactions entre la plante et les microorganismes du sol (bactéries, champignons), et les conséquences de celles-ci sur les cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote dans le sol.

Au sein de ce collectif, **mes travaux de recherche ont pour objectifs :**

(i) d'évaluer l'impact d'un déficit hydrique du sol sur les services de régulation associés aux interactions légumineuses-microorganismes du sol,

(ii) d'évaluer le rapport coûts-bénéfices de l'interaction pour chacun des partenaires,

(iii) de proposer à terme des génotypes de légumineuses valorisant au mieux les interactions bénéfiques en conditions de stress abiotiques.

↳ *Démarche scientifique générale*

La démarche adoptée pour atteindre mes objectifs de recherche est une approche de **biologie intégrative (multi-disciplinaire et multi-échelle) permettant de hiérarchiser les processus écophysio-physiologiques, métaboliques et moléculaires qui pourront être des cibles d'amélioration pour la conception d'idéotypes de légumineuses plus stables en conditions hydriques fluctuantes.**

L'identification et la hiérarchisation des processus écophysio-physiologiques impliqués dans la capacité de la plante à prélever l'azote pendant les périodes de stress hydrique et pendant les périodes de récupération post-stress, est abordée en utilisant un **cadre d'analyse de type structure-fonction** intégrant les interactions entre flux de carbone et d'azote au sein de la plante et de ses compartiments racinaires et aériens (**Figure 5**):

- Les flux de carbone issus de la photosynthèse interviennent dans la mise en place des « structures » racinaires (racines et nodosités) et aériennes (feuilles, tiges, gousses), et dans l'élaboration de leur fonction (assimilation d'azote par les racines, photosynthèse foliaire) en tant que source d'énergie et de squelettes carbonés. Toute modification du flux de carbone, par exemple lors d'une modification de l'expansion foliaire, impacte la surface d'interception du rayonnement par les feuilles et leur activité photosynthétique.

- Le flux d'azote issu des structures racinaires est majoritairement alloué au compartiment aérien et y alimente la synthèse de protéines, en particulier celles impliquées dans la photosynthèse (e.g. RubisCo). La modulation des flux d'azote parvenant aux feuilles *via* la transpiration, par exemple lors d'épisodes de stress hydrique, va *de facto* moduler leur contenu en composés azotés et donc leur fonction photosynthétique.

Ce cadre conceptuel d'analyse des processus écophysio-physiologiques est **enrichi de données transcriptomiques / métabolomiques / hormonales** des compartiments souterrains (racines et nodosités). Il me permet de caractériser les bases moléculaires impliquées dans ces processus, leur régulation (e.g. signalétique endo ou exogène) lors d'interactions avec les microorganismes du sol sous différentes conditions environnementales telles qu'en conditions de déficit hydrique, et d'aboutir à une vision intégrée du fonctionnement de la plante.

Les travaux menés dans cet axe thématique ont été déclinés en différents niveaux de complexité des interactions plante x microorganismes : entre une légumineuse cultivée (le pois *Pisum sativum* principalement, mais également d'autres espèces telles que le soja *Glycine max*, la féverole *Vicia faba*, la lentille *Lens culinaris* ou le lupin *Lupinus albus*) et des partenaires microbiens du sol allant d'une souche de rhizobium, à la communauté microbienne du sol rhizosphérique. Ils ont été menés dans le cadre de différents projets de recherche, à l'échelle locale de l'UMR Agroécologie, nationale, ou bien internationale et ont fait l'objet de diverses collaborations (**Figure 6**).

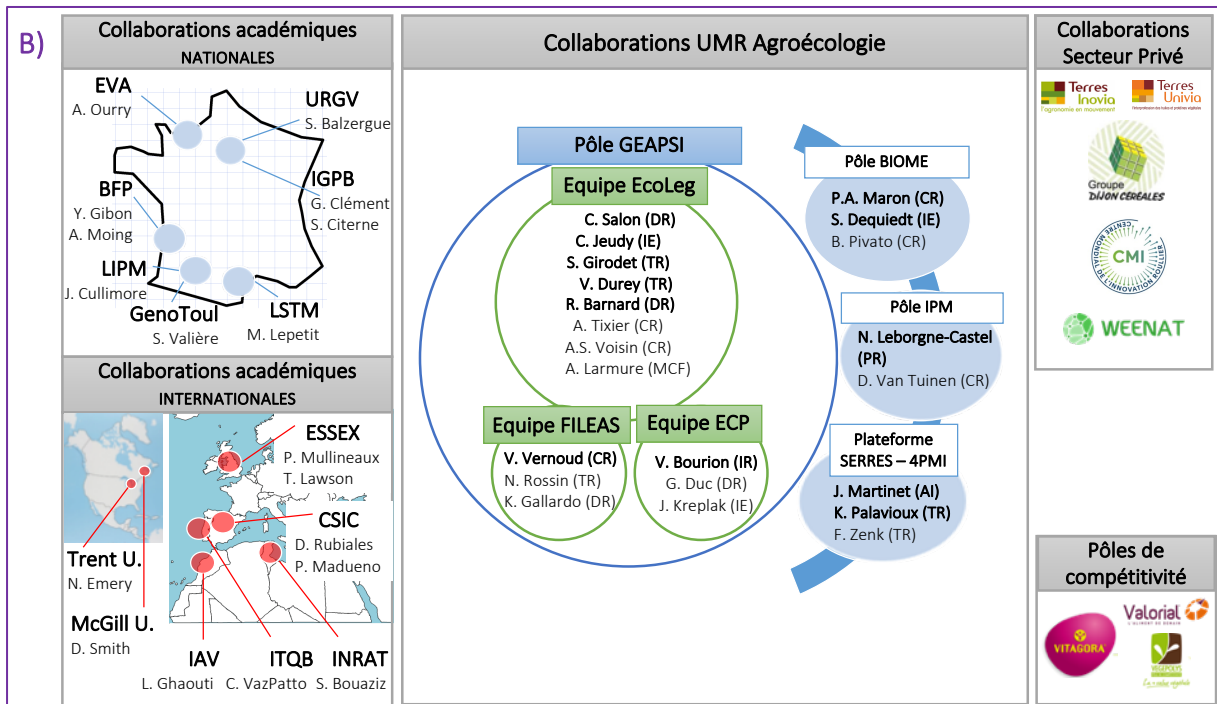
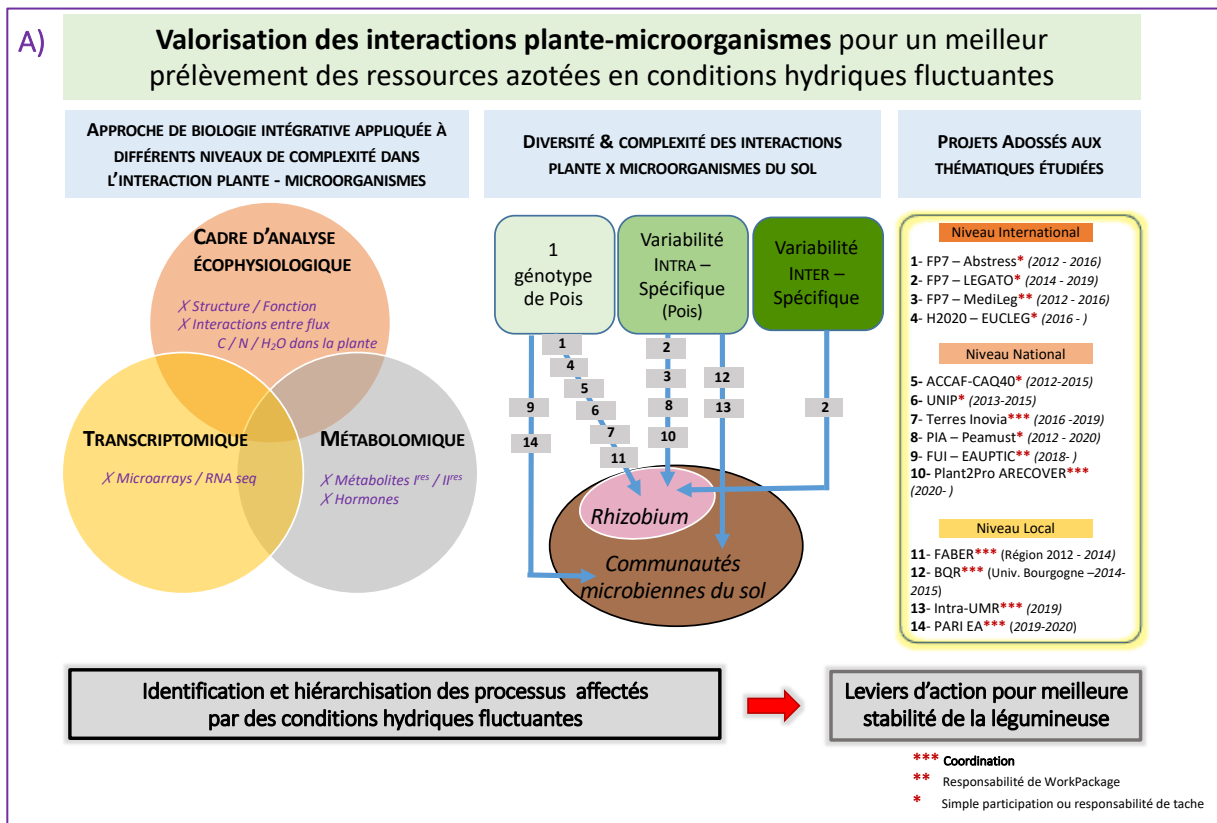


Figure 6 : Stratégie de recherche déployée pour l'Axe 2.

A- Approche de biologie intégrative appliquée à différents niveaux de complexité dans l'interaction « plante – microorganismes », et liste des projets auxquels s'adossent les questions de recherche traitées. Les numéros correspondent aux projets, qui sont présentés en fonction de leur contexte (international, national, local), de type d'interaction qu'ils traitent, et pour lesquels je suis soit coordinatrice (***), soit responsable de WorkPackage (**), soit simple participante ou responsable de tâche (*). Les projets sont davantage décrits dans le CV.

B- Organigramme fonctionnel présentant les différents interlocuteurs : en local au sein de l'UMR Agroécologie, au niveau académique national ou international, ou avec les partenaires privés.

2.2 Interaction légumineuse x *rhizobium* en conditions hydriques fluctuantes

↳ Contexte

La croissance d'une plante sous conditions hydriques limitantes dépend largement du développement racinaire et de son efficacité de prélèvement de l'eau (Sperry *et al.*, 2002). Malheureusement, le système racinaire est techniquement difficile d'accès mais aussi très plastique, ce qui rend les traits racinaires complexes à cibler par les sélectionneurs. Chez la plupart des espèces cultivées (maïs, riz...), certains traits racinaires ont été proposés pour améliorer la productivité sous stress hydrique comme par exemple un faible diamètre racinaire, une forte densité / longueur de poils absorbants, une grande longueur racinaire spécifique (review de Comas *et al.*, 2013) ou encore un angle d'insertion racinaire permettant d'orienter les racines en profondeur (Uga *et al.*, 2013). Cependant chez les légumineuses, il paraît difficile de transposer ces résultats en raison de la spécificité de leur système racinaire, qui est le lieu d'interactions symbiotiques avec les bactéries du sol du genre *rhizobium*, permettant la fixation symbiotique du N₂ atmosphérique au sein d'organes spécifiques appelés nodosités. Or cette fixation symbiotique de N₂ représente un coût en carbone important pour la plante puisqu'il faut entre 4 et 6 g de C pour 1 g de N₂ fixé (Cannel & Thornley, 2000). Cela engendre une compétition pour le carbone entre racines et nodosités (Voisin *et al.*, 2003).

Au niveau international, la thématique de la modulation de la fixation symbiotique de l'azote par le déficit hydrique a fait l'objet de diverses études par des équipes principalement américaines et espagnoles sur les espèces légumineuses dites « tropicales » (ex : soja) (parmi elles : Seminario *et al.*, 2017 ; King & Purcell, 2001, 2005 ; Serraj & Sinclair 1997). Or chez ces espèces, les nodosités ont une croissance déterminée (contrairement à la croissance indéterminée rencontrée chez les légumineuses « tempérées » comme le pois), et les composés azotés exportés des nodosités sont des uréides (allantoïne and acide allantoïque) contrairement à l'export de glutamine et d'asparagine chez les légumineuses tempérées (Pate *et al.*, 1981 ; Parsons & Sunley, 2001), rendant la transposition de leurs résultats aux légumineuses tempérées peu pertinente.

La mise en œuvre de mes travaux de recherche a dans un premier temps reposé sur ma participation à des projets qui étaient déjà en cours dans l'équipe et qui ont permis de faire les nombreuses mises au point méthodologiques (ex. FP7-ABSTRESS) nécessaires au démarrage de ma nouvelle thématique. Puis le dépôt d'un projet Région « FABER » en étroite collaboration avec V. Vernoud (équipe FILEAS, pôle GEAPSI, UMR Agroécologie) a été la source de financement pour l'achat d'équipement de caractérisation des flux d'eau et le lancement des premières expérimentations « stress hydrique ». S'en sont suivis de nouveaux projets, de diverses envergures en tant que coordinatrice ou participante, au niveau national ou international (**Figure 6B**), qui se sont concrétisés ou qui n'ont parfois pas été financés mais qui ont toujours permis d'établir des pistes de collaboration.

↳ Facteurs modulant la résilience de la légumineuse lors d'un déficit hydrique : mode de nutrition azotée, stade phénologique de la plante au moment du stress, intensité du stress.

L'un des premiers objectifs sur cette thématique était d'évaluer chez le génotype de pois Caméor, dans quelle situation l'apparition d'un déficit hydrique du sol était le plus impactant pour le rendement et la qualité des graines récoltées (teneur en azote). Lors d'une expérimentation en conditions contrôlées, nous avons démontré dans le cadre du stage M2 d'A. Fourrey, qu'un stress hydrique modéré modulait différemment le rendement et ses composantes (nombre et poids des graines) selon le stade phénologique des plantes auquel il est appliqué et selon leur mode de nutrition azotée (**Figure 7**):

- lorsque les plantes reposent exclusivement sur la symbiose fixatrice d'azote atmosphérique par les nodosités pour leur alimentation en azote (condition dite « 0N »), le déficit hydrique est le plus impactant pour le rendement à initiation florale. Cela résulte d'une diminution du nombre de graines (40% de perte de rendement).
- lorsque l'acquisition en azote des plantes repose uniquement sur le prélèvement d'azote minéral par leurs racines (condition dite « 14N »), le rendement est le plus impacté (20% de perte de rendement) lors d'un déficit hydrique appliqué au stade de fin de franchissement du stade limite d'avortement. Dans

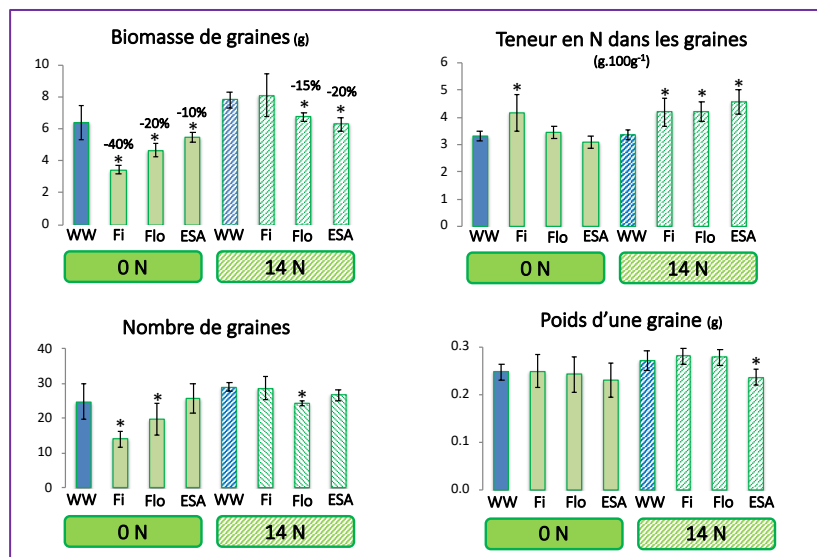


Figure 7 : Composantes de rendement mesurée sur des plantes de pois cv. Caméor.

Les plantes ont été conduites sous deux modes de nutrition azotée (0N=100% fixatrice de N₂ atmosphérique *versus* 14N=100% prélèvement de N minéral), et soumises à un déficit hydrique de 15 jours à partir de l'initiation florale (Fi), de la floraison (Flo), du stade fin de franchissement du stade limite d'avortement (ESA). Les plantes contrôles bien arrosées sont appelées WW. Les étoiles signifient que le déficit hydrique a un impact significatif au seuil de 5%, et les pourcentages renseignent sur l'intensité de l'impact du traitement hydrique, comparativement aux plantes contrôles.

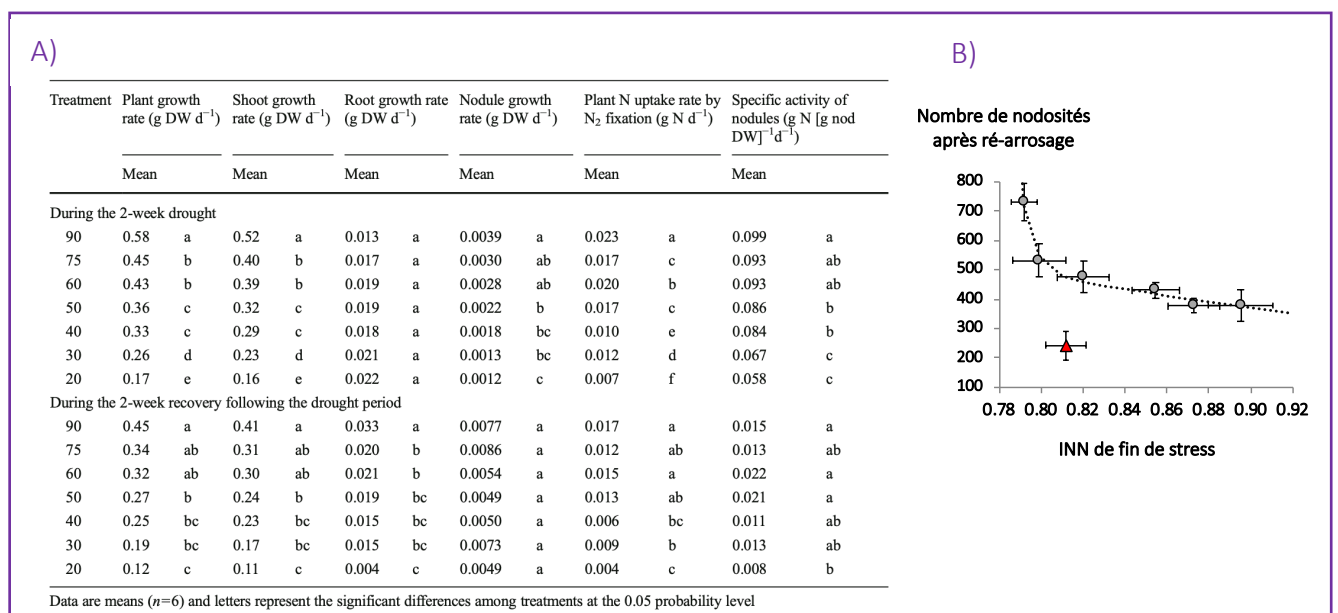


Figure 8 : Courbe de réponse du pois à un déficit hydrique

A- Effet de 7 niveaux de disponibilité en eau (90, 75, 60, 50, 40, 30, et 20% de la capacité de rétention en eau du substrat) sur les taux de croissance de la plante entière, et de ses compartiments (aérien, racinaire et nodulaire) ainsi que sur la vitesse d'acquisition du N₂ par fixation et l'activité spécifique de fixation par les nodosités. **B-** Relation entre l'indice de nutrition azotée (INN) à la fin de la période de déficit hydrique et le nombre de nodosités observées après 2 semaines de ré-arrosage. Le point rouge correspond au traitement hydrique WS-20%.

ce cas cette baisse de rendement résulte de celle du poids moyen d'une graine, le nombre de graines restant inchangé.

*Ces résultats (non publiés) ont été déterminants pour la suite de mon projet de recherche puisqu'ils ont permis de **positionner les questionnements sur la stabilité du rendement des légumineuses en conditions hydriques fluctuantes lors de la phase végétative, correspondant à la période pendant laquelle racines et nodosités se mettent en place.***

Puis, pour aller plus loin dans l'analyse de la réponse du pois au manque d'eau, nous avons réalisé une **courbe de réponse au déficit hydrique** en confrontant le génotype de pois Caméor (dont le génome a été séquencé, Kreplak *et al.*, 2019) à 7 niveaux de disponibilité en eau, en conditions 100% fixatrices d' N_2 , et nous avons évalué sa capacité à récupérer après une période de déficit hydrique de 2 semaines [PUB12]. Quel que soit le niveau de disponibilité en eau dans le substrat, et que ce soit pendant la période de stress ou pendant la période de récupération, **l'allocation carbonée vers le compartiment racinaire (racines + nodosités) reste inchangée**. Lors d'un déficit hydrique, la plante de pois réagit d'abord en maintenant sa croissance racinaire, aux dépens de sa croissance foliaire et nodulaire. L'activité spécifique des nodosités (i.e. g de N par g de biomasse de nodosités) de la plante est réduite par le déficit hydrique d'autant plus fortement que le déficit hydrique est important, conduisant ainsi à une carence azotée de la plante (**Figure 8**). Ainsi, nous avons pu montrer que la stratégie de la plante consiste à privilégier d'abord le prélèvement de l'eau quel que soit le niveau de disponibilité en eau du sol, puis l'acquisition d'azote (maintenue lorsque le déficit hydrique est modéré), et enfin l'assimilation du carbone.

Pendant la phase de récupération suivant un épisode de déficit hydrique, la plante alloue préférentiellement son carbone aux nodosités pour une meilleure acquisition d'N, au détriment de la croissance racinaire. **Le nombre de nodosités initiées pendant la phase de récupération semble sous la dépendance du statut azoté de la plante à la fin de la période de déficit hydrique**. Par ailleurs, l'activité spécifique des nodosités revient alors progressivement à des valeurs maximales, sauf en conditions de stress hydrique très sévères.

Cette étude a mis en exergue (i) que les réponses structurales intervenaient en amont des réponses fonctionnelles, (ii) que les allocations carbonées entre racines et nodosités jouaient un rôle majeur lors du déficit hydrique et lors de la récupération post stress et (iii) que le trade-off entre croissance d'organes pré-existants et initiation de nouvelles nodosités dépendaient du statut azoté de la plante.

↳ **La guerre du Carbone entre racines et nodosités : flux d'eau contre flux d'azote**

Lors d'une nouvelle expérimentation en conditions contrôlées sur le génotype Caméor (projet FABER), j'ai étudié plus finement la **réponse du système racinaire nodulé à la contrainte hydrique**. En complément de la caractérisation des flux d'eau, de carbone et d'azote dans la plante, des analyses du métabolome (par RMN du proton, coll. A. Moing, UMR BFP, Bordeaux), d'activités enzymatiques (coll. Y. Gibon, UMR BFP, Bordeaux) et du transcriptome (hybridation micro-array pois, 40000 séquences, coll. S. Balzergue, URGV d'Evry et V. Vernoud, UMR Agroécologie) ont été réalisées en fin de déficit hydrique et après une période de ré-arrosage.

L'analyse écophysiological a confirmé que les modifications de flux d'eau se produisent toujours en amont des flux d'azote. Pendant la période de récupération de 7 jours, aucune nouvelle nodosité n'a été initiée, mais grâce à une vitesse de croissance importante, ces nodosités ont pu atteindre la même biomasse que celles des plantes non-stressées. Pour autant, leur activité fixatrice n'a pas totalement récupéré (pour cela il faudra attendre 2 semaines de ré-arrosage, **Figure 9B**). Il est aussi apparu au niveau moléculaire qu'il existe une plus grande plasticité des racines (par rapport aux nodosités) : **les racines récupèrent plus rapidement que les nodosités suite à un déficit hydrique en phase végétative (Figure 9) [EN COURS DE VALORISATION]**.

L'analyse des **données métabolomiques** montre que les racines stressées présentent une plus faible teneur en malate, leucine et choline à l'issue du stress, mais une plus grande teneur en glucose, saccharose, fructose, asparagine, glutamate, glutamine, lactate... Après réarrosage, les échantillons ayant précédemment

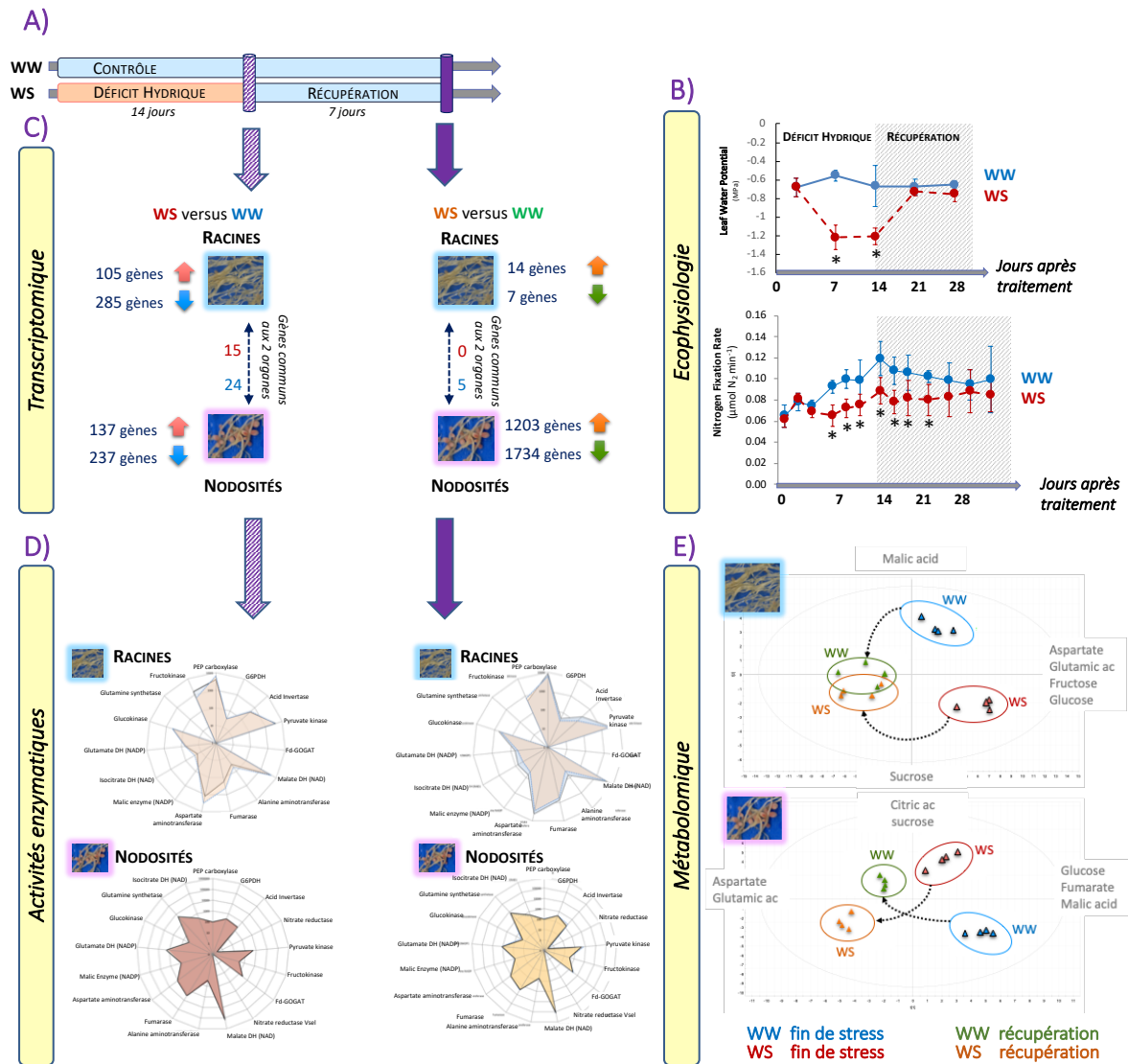


Figure 9 : Résumé des principaux résultats obtenus dans le cadre du projet FABER.

A- Design expérimental. Des plantes de pois ont été stressées en début de cycle pendant 2 semaines et les racines et nodosités de plantes stressées (WS) et bien arrosées (WW) ont été prélevées. Les plantes stressées ont ensuite été ré-arrosées pendant une semaine et de nouveau, racines et nodosités ont été récoltées (modalités WS et WW).

B- Potentiels hydriques de feuilles mesurés au psychromètre pendant la période de stress et la période de récupération (midi solaire), et **taux de fixation de N₂** mesuré en continu sur les mêmes plantes à l'aide du NAAS system (Cabeza *et al.*, 2015).

C- Nombre de gènes différentiellement exprimés dans les racines et les nodosités entre plantes WW et WS à la fin du stress et après une période de 7 jours de ré-arrosage, suite à une analyse du transcriptome par microarray.

D- Diagramme radar des activités enzymatiques mesurées dans les échantillons de racines et de nodosités. **Racines :** PEPCarboxylase; G6PDH; Invertase acide; Pyruvate kinase; Fd-GOGAT; Malate DH; alanine aminotransférase; Fumarase; Aspartate Aminotransférase; Malic enzyme NADP; Isocitrate DH; Glutamate DH; Glucokinase; Glutamine synthétase; Fructokinase. **Nodosités :** PEPCarboxylase; G6PDH; Invertase acide; Nitrate reductase; Pyruvate kinase; Fructokinase; Fd-GOGAT; Malate DH; alanine aminotransférase; Fumarase; Aspartate Aminotransférase; Malic enzyme NADP; Glutamate DH; Glucokinase; Glutamine synthétase; Isocitrate DH.

E- Analyse PLS issues des données métabolomiques obtenues par RMN du proton dans les échantillons de racines et de nodosités à l'issue de la période de stress et après 7 jours de ré-arrosage (récupération).

subi un stress sont quasiment superposés à ceux n'ayant subi aucun stress, indiquant qu'au bout d'1 semaine de réhydratation, les racines sont presque revenues à leur état initial (**Figure 9E**).

Tous les métabolites affectés dans les racines ne le sont pas dans les nodosités. Les nodosités présentent une plus faible teneur en fumarate, en GABA, en malate et en succinate, et une plus grande teneur en saccharose, citrate et tartrate à l'issue du stress. Après réarrosage, les échantillons ayant précédemment subi un stress ne se superposent pas aux échantillons n'ayant subi aucun stress, indiquant que les nodosités n'ont pas totalement récupéré après 1 semaine de ré-arrosage.

L'hypothèse que nous avons formulée est que certains métabolites (par exemple l'aspartate) pourraient être préférentiellement alloués aux racines pour leur permettre de maintenir leur croissance en condition de déficit hydrique, tandis qu'après réarrosage ces mêmes métabolites peuvent être préférentiellement ré-alloués aux nodosités pour compenser la carence azotée de la plante, conséquence d'une période de déficit hydrique en conditions fixatrices de N₂ atmosphérique.

L'analyse des **données transcriptomiques** obtenues à partir des mêmes échantillons fait apparaître plus de 6 000 gènes différentiellement exprimés en fonction du déficit hydrique dans les racines ou les nodosités (environ 400 gènes dans les racines, contre environ 3200 dans les nodosités). Le nombre de gènes différentiellement exprimés (p_{adj}<0.5) est précisé sur la **Figure 9A**.

Parmi les gènes les plus dérégulés (au moins 2 fois sur- ou sous-exprimés), 3 gènes sur-exprimés dans les racines en conditions de déficit hydrique appartiennent à la **famille des LEA** (Late Embryogenesis Abundant). Notre hypothèse est que les LEA agiraient sur l'activité des protéines, en maintenant leurs structures, mais aussi comme rétenteur d'eau de par leurs fortes propriétés hydrophiles.

De plus, il apparaît que le gène codant pour une forme de la **delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthétase** est aussi sur-exprimé en condition de déficit hydrique dans les racines et dans les nodosités. Cette enzyme qui convertit le glutamate en delta-1 pyrroline -5 carboxylate, est une enzyme clé de la biosynthèse de la proline. Sa surexpression chez le riz et le blé conduit à une accumulation de proline et confère à la plante une plus grande résistance au stress hydrique (Verdoy *et al.*, 2006). De manière intéressante dans notre étude, la protéine codée par ce gène a la similarité la plus forte avec l'isoforme légume-spécifique P5CS3 (Kim & Nam, 2013), les autres isoformes ne semblant pas être affectées par le déficit hydrique. Chez *Medicago truncatula*, le mutant perte de fonction pour cette isoforme accumule moins de proline que le sauvage, et dispose également d'une activité spécifique de fixation de N₂ moins importante, que ce soit sous condition contrôle ou sous stress salin (Kim & Nam, 2013).

Enfin, le gène codant pour le transporteur de nitrates **NRT2;1** est sous-exprimé en condition de déficit hydrique dans les racines et les nodosités. Ce transporteur est connu pour réguler l'initiation des racines latérales en condition de carence azotée (Reman *et al.*, 2006) mais son rôle a également pu être suggéré dans la régulation de la conductivité hydraulique racinaire par les aquaporines (Li *et al.*, 2016), ce qui représente une infime illustration de la complexité des régulations entre flux d'eau et flux d'azote au niveau moléculaire (voir la revue de Araus *et al.*, 2020).

La validation fonctionnelle de certains gènes, considérés comme de bons candidats pour améliorer la tolérance du pois à un déficit hydrique, pourra être réalisée en collaboration avec Vanessa Vernoud (Équipe FILEAS, Pôle GEAPSI, UMR Agroécologie), par la recherche de mutants TILLING. Mais également en collaboration avec Grégoire Aubert (Équipe ECP, Pôle GEAPSI, UMR Agroécologie) par la recherche de variations alléliques au sein de la collection de référence constituée de 372 écotypes de pois (CRB de Dijon), nous permettant ainsi d'identifier des allèles favorables de ces gènes pour une meilleure tolérance du pois au déficit hydrique ou une meilleure récupération après un épisode de déficit hydrique.

Suite à ce travail, ayant mis en évidence les différences de récupération entre les deux organes souterrains racines / nodosités - et notamment le fait que les racines récupèrent assez rapidement après un déficit hydrique, contrairement aux nodosités dont l'activité de fixation de N₂ à l'issue des 7 jours de ré-arrosage n'a pas récupéré totalement- il m'a semblé que la dynamique de la récupération après un déficit hydrique constituait alors une question centrale pour mieux comprendre les interactions entre flux d'azote et flux d'eau dans la plante.

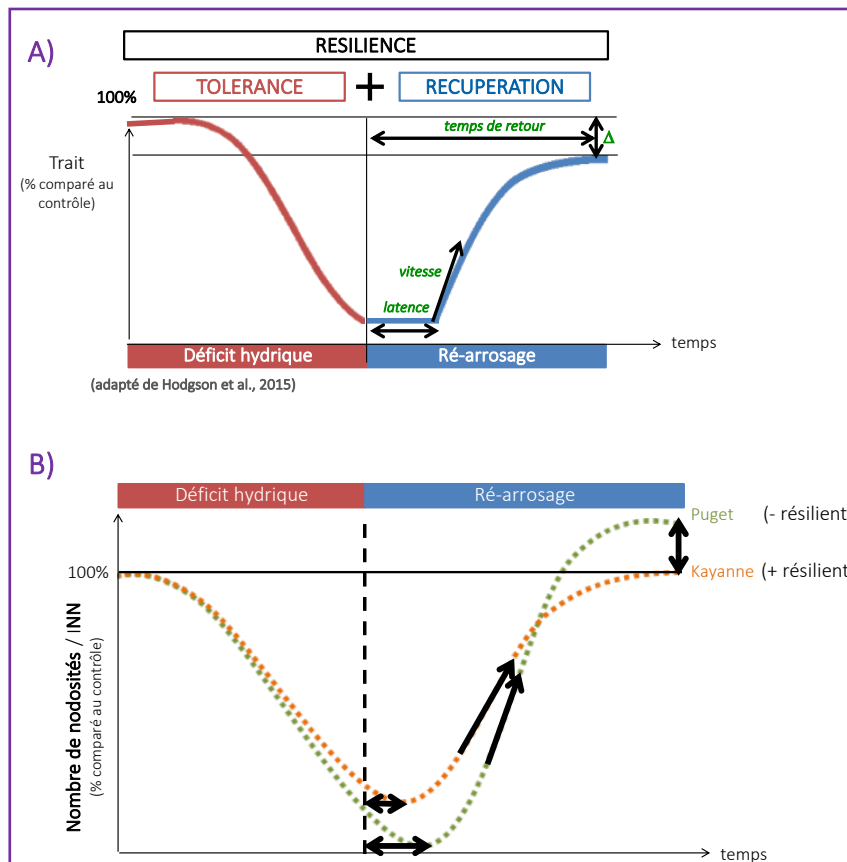


Figure 10 : Le processus de résilience peut être divisé en tolérance à la sécheresse et récupération post-stress.

A- La courbe représente la valeur d'un processus physiologique donnée exprimée en pourcentage par rapport aux plantes témoins, qui diminue en cas de déficit hydrique et se rétablit pendant la période de ré-arrosage jusqu'à atteindre un plateau. La capacité à récupérer peut être caractérisée par quatre variables qui sont: le temps de latence pour initier une récupération, la vitesse de récupération, le temps de retour pour atteindre le plateau et le delta (Δ), la différence de la valeur du trait au plateau entre les plantes bien arrosées et les plantes soumises à un déficit hydrique.

B- Comparaison des dynamiques de récupération vis-à-vis de l'acquisition d'azote des deux génotypes Kayanne et Puget. Ces courbes font référence à ce qui a été observé pour deux traits : le nombre de nodosités, et l'indice de nutrition azotée (INN). Pour Kayanne, le génotype le plus résilient, le temps de latence est plus court que pour Puget, et la vitesse de récupération est plus lente que pour Puget. Ce dernier, moins résilient, réalise une surcompensation.

↳ *Caractérisation dynamique de la période de récupération de la légumineuse après un déficit hydrique du sol*

Lors de la thèse de Mégane Couchoud⁸ (2016-2020), c'est la période de ré-arrosage suivant un déficit hydrique que nous avons souhaité étudier plus finement. L'objectif était de **comprendre quels mécanismes écophysologiques et moléculaires étaient essentiels pour garantir une reprise de croissance et de prélèvement d'azote** pendant cette phase de récupération, lorsque le mode de nutrition azotée reposait uniquement sur la fixation symbiotique du N₂ atmosphérique. Pour cela, nous avons transposé des concepts d'écologie à l'écophysologie en formalisant la période de récupération comme présenté sur la **Figure 10A**. Les travaux sur ce thème ont donné lieu à deux publications [[PUB20](#)], [[PROD4](#)] et quatre communications [[POST5](#), [POST9](#), [COM17](#), [COM26](#)]; tandis qu'une partie des données reste encore à valoriser.

Une caractérisation écophysologique des processus biologiques mis en jeu lors d'un déficit hydrique et lors de la période de récupération couplée à l'étude des mécanismes moléculaires sous-jacents à ces processus a été réalisée. Suite à l'évaluation de plusieurs génotypes dans le cadre du projet FP7-LEGATO, deux génotypes de pois ont été choisis pour cette étude (Puget et Kayanne) car ils présentaient un cycle de développement synchronisé, une capacité de tolérance au déficit hydrique très proche, mais une capacité de récupération contrastée.

A l'aide d'un cadre d'analyse écophysologique de type structure-fonction décrit précédemment (**Figure 5**), nous avons pu mettre en évidence que les processus liés aux flux de C, N et d'eau ne présentaient pas une cinétique de récupération similaire après un déficit hydrique. Toutefois, une récupération synchronisée de la croissance et de la nutrition azotée des plantes a pu être démontrée. La comparaison de deux génotypes suggère qu'une initiation rapide de la récupération de l'acquisition d'azote, associée à une formation des nodosités finement régulée (permettant ainsi de bénéficier des avantages de la fixation symbiotique d'N à faible coût en C), pourrait être essentielle pour une meilleure résilience (**Figure 10B**). Cela démontre **qu'une stratégie reposant sur le maintien du statut azoté de la plante confère à la légumineuse une meilleure capacité de récupération après la sécheresse** qu'une stratégie reposant sur le changement de ses statuts hydrique et carboné avant modification de son statut azoté [[PUB20](#)].

Afin d'identifier les mécanismes moléculaires sous-jacents dans les racines et nodosités, des analyses transcriptomiques (par RNAseq, [coll. S. Valière – GenoToul, Toulouse](#); [coll. J. Kreplak – UMR Agroécologie Dijon](#)), et des analyses métabolomiques (par GC-MS, [coll. G. Clément & LC-MS](#), [coll. S. Citerne – IJPB Versailles](#)) ont été réalisées en cinétique lors de la période de récupération [[EN COURS DE VALORISATION](#)]. Le décalage cinétique observé entre les deux génotypes vis-à-vis de l'acquisition d'azote (**Figure 10B**) a été retrouvé au niveau du transcriptome des nodosités (**Figure 11A**). En particulier, une **sur-expression de gènes impliqués dans la croissance des nodosités** a été constatée chez les plantes stressées dès 3 jours de ré-arrosage pour Kayanne mais plus tardivement, après 6 jours de ré-arrosage pour Puget. Ce décalage pourrait être la conséquence de la mise en place d'autres processus spécifiquement chez Puget, retardant la reprise de croissance des nodosités, la plante favorisant d'abord la reprise de l'acquisition du carbone par exemple. Ce décalage est, par ailleurs, également observé au niveau des métabolites du cycle TCA, pour lesquels l'accumulation est réduite en réponse au déficit hydrique chez les plantes stressées des deux génotypes et leurs niveaux d'accumulation redeviennent similaires aux plantes contrôle après 6j de ré-arrosage chez Kayanne mais pas encore chez Puget (**Figure 11**). De plus, ces analyses « omiques » mettent en lumière une seconde différence entre les deux génotypes concernant la **mise en place de réponses de défense (impliquant des métabolites osmo-protecteurs et/ou antioxydants) dans les nodosités**, chez le génotype Kayanne uniquement : une accumulation de polyamines a ainsi été observée spécifiquement chez les plantes stressées du génotype Kayanne dès la fin de période de déficit hydrique et durant la période de ré-arrosage (**Figure 11B**).

⁸ Co-encadrement avec [V. Vernoud](#) et [C. Salon](#) / Financement du salaire : 25% INRAE-BAP, 25% Région UBFC, 50% Groupe Roullier / Financement de l'environnement : Convention Terres Inovia, FP7-LEGATO

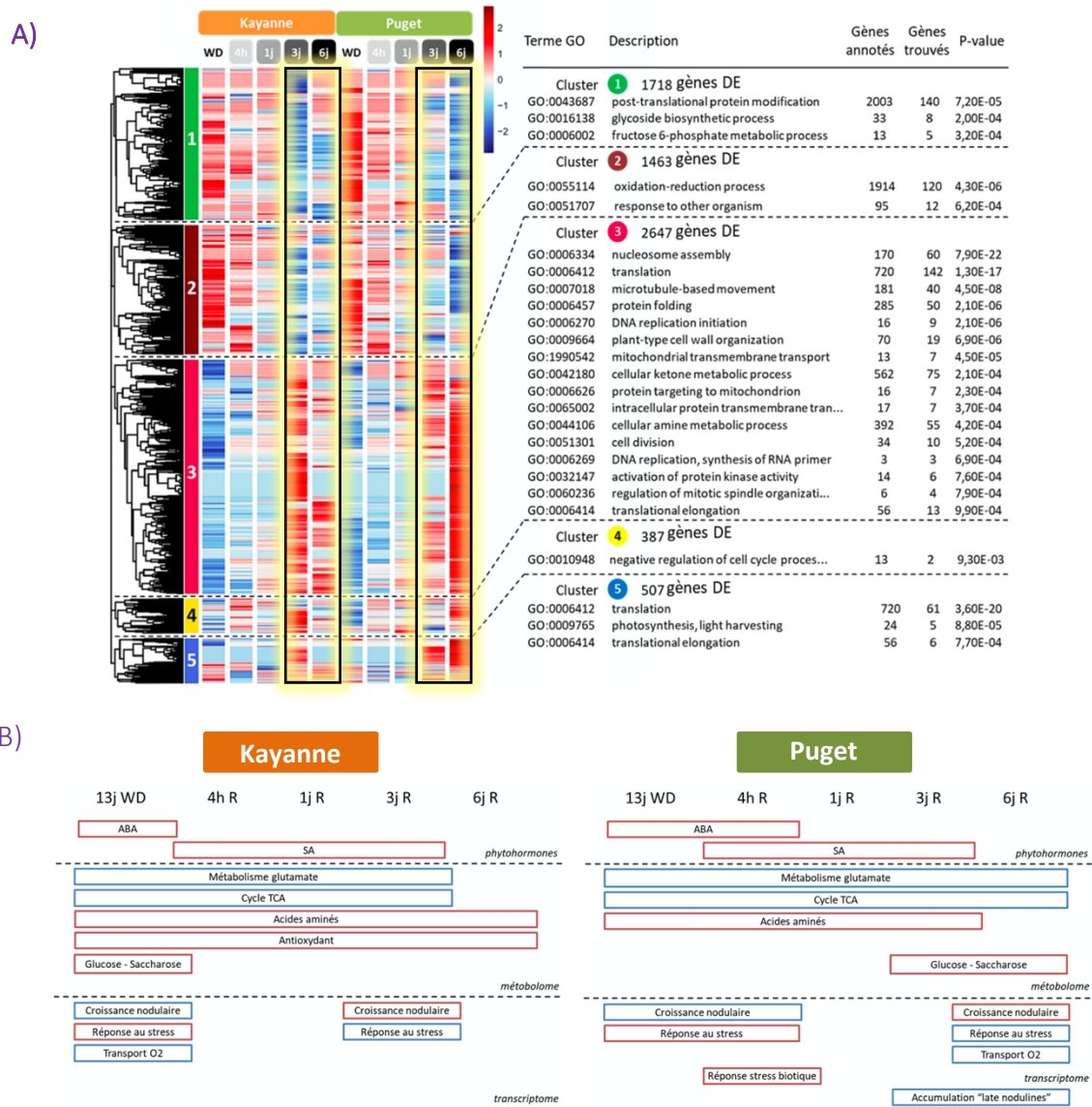


Figure 11 : Caractérisation moléculaire des nodosités lors de la phase de récupération suivant un déficit hydrique (Couchoud (2020)).

A- Analyse par clustering hiérarchique des gènes différentiellement exprimés (DE) à la fois chez Kayanne et chez Puget dans les nodosités. Le log₂ du ratio d'expression (WD/WW) a été utilisé afin de construire la heatmap et les données sont centrées réduites. Le clustering est basé sur les distances euclidiennes entre les différents gènes. Les différents prélèvements correspondent à 13 jours de déficit hydrique (WD), 4h de ré-arrosage (4h) et 1, 3 et 6 jours de ré-arrosage (1j, 3j et 6j). Pour chaque cluster, un enrichissement en termes GO (Gene Ontology) a été réalisé (Elim Fisher, $p < 0.001$, catégorie « Biological Process »). Pour chaque terme GO, le nombre de gènes associés à ce terme dans le génome (« Gènes annotés ») et dans le cluster (« Gènes trouvés ») sont donnés.

B- Comparaison des génotypes Kayanne et Puget pour leurs réponses transcriptionnelle, métabolique et hormonale dans les racines. Les principaux résultats obtenus grâce aux analyses « omiques » sont résumés. Les cadres rouges correspondent à une régulation positive chez les plantes stressées/ré-arrosées par rapport aux plantes contrôles et les cadres bleus correspondent à une régulation négative. 13j WD : 13j de déficit hydrique, 4h R : 4h de ré-arrosage, 1j R, 3j R et 6j R : 1j, 3j et 6j de ré-arrosage.

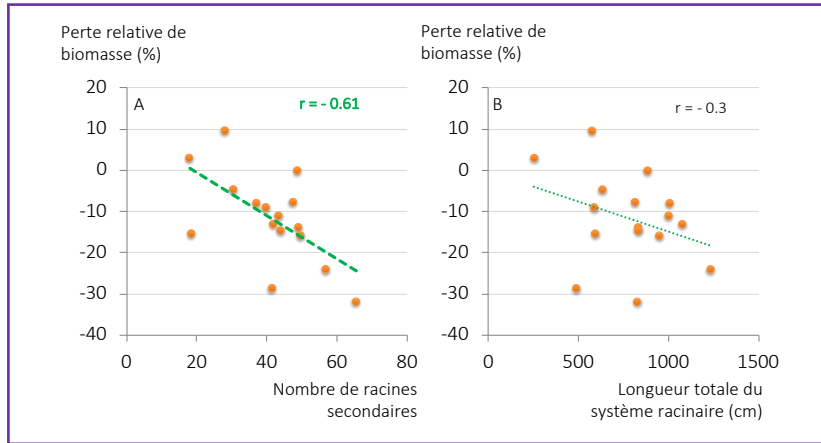


Figure 12 : Relations inter-génotypiques chez le pois entre la perte relative de biomasse liée à une période de stress hydrique et le nombre de racines secondaires (issues du pivot) ou la longueur totale du système racinaire (1 point = 1 génotype).

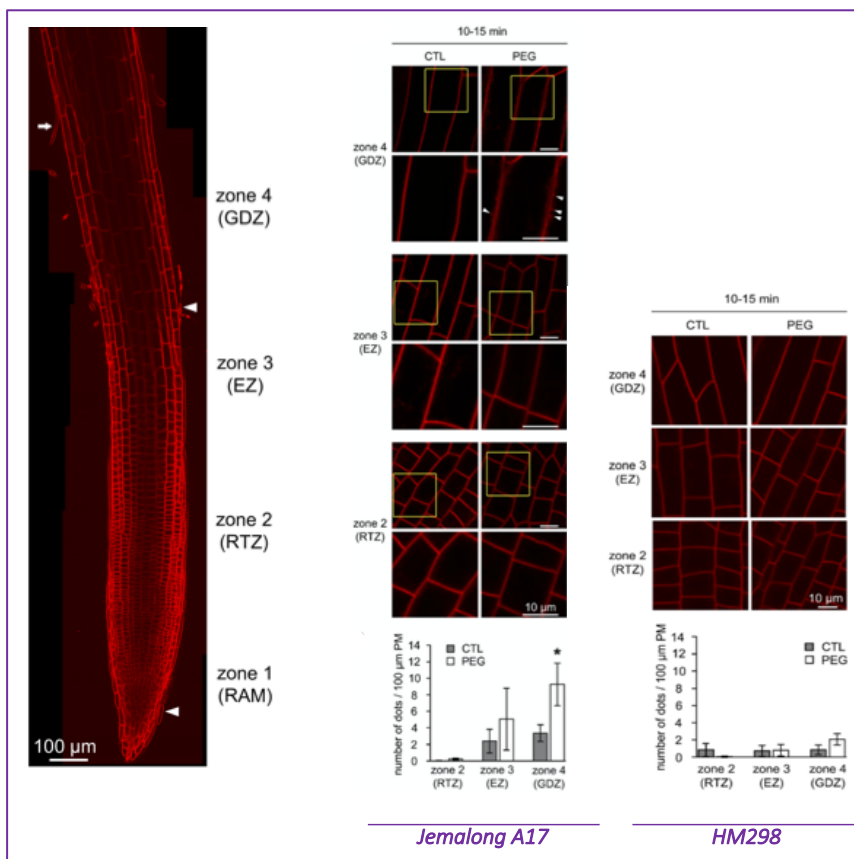


Figure 13: Marquage membranaire des cellules racinaires à l'aide de la sonde fluorescente FM4-64.

A- Les quatre zones fonctionnelles identifiées sont : zone 1 : coiffe racinaire et zone méristématique (RAM) ; zone 2 : zone de division (RTZ) ; zone 3 : zone d'élongation racinaire (EZ) et zone 4 : zone de différenciation (GDZ). B- Stimulation spatiale de l'endocytose dans les cellules épidermiques de Jemalong A17 et chez HM298, après 10-15 min de traitement au PEG 15% (PEG) ou non (CTL). La quantification de l'endocytose est exprimée en nombre de points fluorescents tous les 100 µm de membrane plasmique.

L'approche de biologie intégrative entreprise au cours de ce projet de thèse a ainsi permis d'identifier des pistes d'étude de traits d'intérêt pour la sélection de géotypes de pois plus résilients. Ces traits racinaires/nodulaires reposent sur une caractérisation dynamique et nécessitent d'être mesurés sur de grands effectifs, soulignant ainsi la place fondamentale d'un phénotypage racinaire à haut-débit. Par ailleurs, la liste importante de gènes identifiés ne nous permet pas en l'état de conclure sur les gènes clés impliqués dans la récupération : la prochaine étape sera donc de proposer une approche « réseau de gènes », en collaboration avec Jonathan Kreplak, bio-informaticien de l'équipe ECP du pôle GEAPSI.

↳ L'architecture du système racinaire nodulé : un levier génétique pour une meilleure tolérance au changement climatique ? Caractérisations intra- et inter-spécifiques.

✧ Les questions relatives à la réponse du pois au déficit hydrique ont aussi été abordées en augmentant le niveau de complexité de l'interaction légumineuse x *rhizobium*, via l'utilisation d'une **diversité intra-spécifique** au pois. L'objectif était de déterminer s'il existait une relation entre l'architecture racinaire nodulée du pois et sa tolérance au déficit hydrique. Pour cela, une expérimentation en serre a permis de comparer la tolérance d'une quinzaine de géotypes de pois à un déficit hydrique de début de cycle (projet ERANET-MediLeg). Ces géotypes ont été choisis au sein d'une core-collection de pois de 104 géotypes (décrite dans Bourion *et al.*, 2018) sur la base de leur architecture racinaire contrastée (pivot ± long, densité racinaire / longueur totale / nodulation ± importante) (coll. G. Duc et V. Bourion, généticiens, équipe ECP, pôle GEAPSI, UMR Agroécologie).

Cette expérimentation en pots a permis d'établir au sein de cette petite collection de géotypes, une gamme de plasticité racinaire en réponse au déficit hydrique. Cette réponse au déficit hydrique est géotype-dépendante puisque certains géotypes ne modifient pas leur architecture racinaire avec le stress, tandis que d'autres, plus plastiques, modifient certains traits racinaires spécifiques (le nombre de latérales, la longueur totale, le diamètre...). Par ailleurs, nous avons souhaité voir s'il existait des tendances observables entre des traits racinaires et une meilleure tolérance au déficit hydrique. Il semblerait, de manière contre-intuitive qu'il existe une **corrélation négative entre le nombre de racines secondaires et la tolérance au déficit hydrique** (Figure 12, non publié).

Les résultats issus de cette expérimentation ont permis d'associer à chaque géotype de pois un niveau de plasticité racinaire et nodulaire, et représentent de ce fait un jeu de données particulièrement intéressant pour l'aide aux choix de géotypes pour des expérimentations futures. Grâce au développement récent des outils de phénotypage sur la plateforme de phénotypage haut-débit de l'INRAE de Dijon (4PMI) incluant dispositifs expérimentaux RhizoTubes® [PUB13], cabines d'acquisition d'images RhizoCab® et algorithmes d'analyse d'images (en cours), un phénotypage plus fin de l'architecture des racines nodulées permettrait, dans le cadre de nouvelles expérimentations, de mettre en évidence les combinaisons de traits susceptibles de conférer une meilleure acclimatation de la plante au déficit hydrique de début de cycle.

✧✧ La **variabilité intra-spécifique de la plasticité de l'architecture racinaire** a également été étudiée au sein d'une core-collection de 16 accessions de *Medicago truncatula* (Ronfort *et al.*, 2006), lorsque la plante était traitée au PEG (polyéthylène-glycol), dans le but de mimer un stress hydrique. Cette étude financée par un projet Intra-UMR, a fait l'objet d'un encadrement de stage de M2 (M. Couchoud), et a été menée en collaboration avec N. Leborgne Castel (Pôle IPM, UMR Agroécologie) et V. Vernoud (Equipe FILEAS, Pôle GEAPSI, UMR Agroécologie). Elle a combiné des **analyses d'imagerie cellulaire** (microscopie confocale à l'aide de sondes fluorescentes), pour lesquelles il est nécessaire d'avoir des racines de petite dimension (justifiant l'utilisation de *M. truncatula*), et d'écophysologie. Elle avait pour objectif de tester si une meilleure tolérance au stress hydrique pouvait être liée à l'architecture racinaire d'une part, et à la perception précoce du stress par les racines d'autre part. Cette étude [PUB17] n'a pas permis d'établir de relations entre traits racinaires et tolérance au stress, mais elle a mis en évidence que **les membranes plasmiques des cellules racinaires d'un géotype « sensible » au stress hydrique (Jemalong A17), modulaient leur état physique via une stimulation de l'endocytose et une modification du degré d'ordre lipidique** tandis que chez le géotype « tolérant » (HM298) ni l'endocytose, ni le degré d'ordre ne semblaient être affectés (Figure 13). Les résultats obtenus nous ont permis de formuler l'hypothèse selon

laquelle les aquaporines des membranes plasmiques seraient plus régulées *via* leur internalisation chez le génotype A17 que chez HM298 (comme cela a été observé chez Arabidopsis (Luu & Maurel, 2013)), limitant ainsi le transport d'eau chez le génotype le plus sensible au stress.

Afin de valider le lien entre sensibilité au stress hydrique et modification de l'état de la membrane plasmique, il faudrait étendre les observations microscopiques à un plus grand nombre d'accessions de M. truncatula. Cette étude indique que les membranes cellulaires ne sont pas de simples barrières passives susceptibles d'être endommagées lors de perturbations environnementales, mais sont impliquées dans les réponses cellulaires via la modulation de la signalisation intracellulaire. La façon dont la dynamique membranaire des cellules racinaires perçoit la sécheresse et, en amont des réponses écophysiologicals, transmet des signaux via des mécanismes de transduction reste encore à élucider.

✧✧✧ Parce qu'au champ les épisodes de déficit hydrique sont souvent associés à des épisodes de fortes températures, mais aussi parce que dans le cadre du changement climatique, certaines légumineuses à graines pourraient être mieux adaptées que celles majoritairement cultivées actuellement (i.e. le pois), j'ai souhaité élargir nos connaissances à une diversité d'espèces de légumineuses au travers d'une **caractérisation inter-spécifique**. Cette étude menée en collaboration avec V. Bourion (Equipe ECP, Pôle GEAPSI, UMR Agroécologie) a été réalisée dans le cadre du projet européen FP7-LEGATO et lors de l'encadrement de deux stagiaires de M1 (Chérif Diatta, Coraline Olive) et de plusieurs CDD. **Les objectifs de cette étude étaient (i) d'évaluer quels traits racinaires répondaient spécifiquement aux fortes températures, au stress hydrique, ou bien aux deux stress combinés et (ii) quelles réponses étaient génériques aux espèces étudiées ou spécifiques de certaines d'entre elles.** Pour cela, une expérimentation en RhizoTubes® a été menée sur la plateforme 4PMI chez 4 espèces de légumineuses (pois, lupin, féverole et lentille) pendant leur période végétative. Pour chacune de ces espèces, nous avons fait le choix d'étudier la variété la plus cultivée en France.

L'architecture du système racinaire nodulé a été évaluée en étudiant la typologie racinaire, ainsi que les parties racinaires qui se sont formées avant ou après l'apparition des stress. **Tous les traits racinaires analysés** (angles d'insertion des racines, taux de ramification, croissance en diamètre ou en longueur) **sont affectés par l'espèce de légumineuse**, mais **le déficit hydrique affecte préférentiellement les traits relatifs au processus de croissance racinaire plutôt qu'à celui de ramification**. Enfin, il est apparu que tous les traits racinaires étudiés présentaient de fortes interactions entre espèce et environnement (stress individuels ou stress combinés), indiquant que **les réponses d'architecture racinaire sont espèce-dépendantes (Figure 14A)**. Par exemple, lors d'un déficit hydrique, nous avons pu observer que les plantes de pois sous déficit hydrique présentaient un taux de ramification de racines latérales de premier ordre plus important que les plantes bien arrosées, alors que le contraire a été observé chez la féverole et que ce trait n'est pas affecté par le déficit hydrique chez la lentille. En parallèle, le suivi de la nodulation (**Figure 14B**) a permis de caractériser les trade-offs entre croissance et développement des racines et des nodosités en fonction des traitements. Par exemple, les fortes températures favorisent la nodulation chez le pois et la lentille, au détriment des racines alors que chez la féverole, elles défavorisent la mise en place de nouvelles nodosités, mais favorisent la croissance des nodosités pré-existantes.

Bien que cette étude n'ait été réalisée que sur un seul génotype par espèce étudiée, elle nous a permis d'acquérir un premier jeu de données sur ces espèces jusqu'alors peu étudiées dans l'équipe [EN COURS DE VALORISATION]. Elle a d'une part mis en exergue l'importance de l'analyse de la gestion de la compétition pour le carbone entre croissance et développement des racines et des nodosités, lors de stress abiotiques et a d'autre part souligné le besoin de combiner diversités intra-spécifique et inter-spécifique afin de pouvoir identifier des traits ou combinaison de traits (racinaires / nodulaires) qui pourraient permettre à la légumineuse de mieux tolérer ces contraintes abiotiques.

↳ Apport de molécules exogènes au système racinaire : un levier de mitigation des impacts du déficit hydrique chez les légumineuses ?

De manière complémentaire à l'utilisation du levier génétique pour permettre une meilleure stabilité de la légumineuse sous contraintes hydriques fluctuantes, j'ai pu également explorer le **levier « bio-stimulation »**. La définition, basée sur les fonctions communes aux biostimulants, proposée et validée par le groupe de travail de la Commission Européenne sur les fertilisants est la suivante : « Les biostimulants se définissent comme un matériel qui contient des substance(s) et/ou micro-organisme(s) dont la fonction, lorsque appliqués aux plantes ou à la rhizosphère, est de stimuler les processus naturels pour améliorer /avantager l'absorption des nutriments, l'efficacité d'utilisation de ces nutriments, la tolérance aux stress abiotiques et la qualité des cultures, indépendamment du contenu en nutriments du produit biostimulant».

Au cours de mon post-doctorat réalisé en 2010 à l'Université McGill (S^{te} Anne de Bellevue, QC, Canada ; coll. Pr. Smith) et à l'Université de Trent (Peterborough, ON, Canada ; coll. Pr Emery), deux molécules bio-stimulantes ont été évaluées pour leur capacité à atténuer l'effet du déficit hydrique chez le soja. Ces deux molécules, produites par des PGPR (*Plant Growth Promoting Rhizobacteria* -Bactéries de la rhizosphère qui sont bénéfiques pour la croissance et/ou la santé de la plante), ont été apportées aux plantes de soja *via* la solution nutritive.

La première molécule étudiée est la thuricin-17, isolée de nodosités de soja colonisées par la PGPR *Bacillus thuringiensis* NEB17 (Bai *et al.*, 2002 ; Gray *et al.*, 2006). **Cette molécule a conféré, en conditions contrôlées, une meilleure tolérance des plantes de soja au déficit hydrique en amplifiant la stratégie adaptative qui est communément déployée sous conditions hydriques limitantes** : modification de l'acquisition et de l'allocation de carbone et d'azote aux différents organes et modification de l'activité des différents organes (fixation de N₂, photosynthèse, transpiration...). Le mode d'action de la thuricin-17 n'a pas été démontré lors de cette étude, mais nous avons émis l'hypothèse d'une régulation de l'équilibre hormonal par la thuricin-17 (en particulier de l'ABA) entraînant une augmentation de l'élongation racinaire, permettant ainsi un meilleur prélèvement d'eau, un meilleur statut hydrique de la plante et améliorant les performances de fixation du C et du N et finalement la production de biomasse [PUB8].

La seconde molécule étudiée est beaucoup plus connue, puisqu'il s'agit d'un **Facteur Nod** [Nod Bj-V (C18 :1, MeFuc), molécule complexe composée de 4 unités de N-acétyl D-glucosamine (chitine) et d'une chaîne lipidique], dont le rôle clé dans l'établissement de la symbiose rhizobienne est bien décrit. Synthétisés par les *rhizobia*, ces lipo-chitoooligosaccharides (LCO) induisent une cascade de réaction chez la plante hôte : pics de calcium, enroulement des poils absorbants, formation des cordons de pré-infection et morphogenèse nodulaire (Dénarié & Cullimore, 1993 ; Ehrhardt *et al.*, 1992 ; Cardenas *et al.*, 2000 ; Oldroyd & Downie, 2008). En conditions de déficit hydrique, **lorsque nous avons appliqué en conditions contrôlées le facteur nod aux plantes de soja, la formation de nouvelles nodosités a été stimulée contrairement à la formation des racines latérales**. L'analyse des teneurs en cytokinines (CK) contenues dans chacun des compartiments de la plante (feuilles, racines, nodosités), a révélé que le facteur nod modifiait les patterns d'accumulation des différentes formes de CK. Ces résultats suggèrent que chez le soja, certaines formes de cytokinines répondent préférentiellement à des conditions hydriques stressantes, et que l'application de Facteurs nod pourrait modifier l'architecture du système racinaire, et sa capacité à noduler, par un mécanisme faisant intervenir des modifications de biosynthèse et de stockage des cytokinines [PUB11].

Plus récemment, dans le cadre du projet Peamust, en collaboration avec V. Bourion (Équipe ECP, Pôle GEAPSI, UMR Agroécologie) et J. Cullimore (LIPM, Toulouse), nous avons souhaité évaluer si l'apport de LCO en interaction avec le *rhizobium* pouvait moduler la réponse du pois à un déficit hydrique. Lors d'une expérimentation en poches, l'équipe toulousaine a pu clairement mettre en évidence la stimulation de la formation de racines latérales par différents types de LCO, mais lorsque l'expérimentation a été menée en RhizoTubes® ou en pots sur Dijon sur des plantes plus âgées, nous n'avons pas pu confirmer ces observations.

Bien que ces résultats soient décevants, ils ont le mérite de nous rappeler que les changements d'échelle ne sont pas triviaux : les conditions très contrôlées sont un outil essentiel à l'étude des mécanismes, mais n'en demeurent pas moins très éloignées des conditions rencontrées dans nos agrosystèmes et soulignent, pour des objectifs plus finalisés, la nécessité de valider nos conclusions au champ.

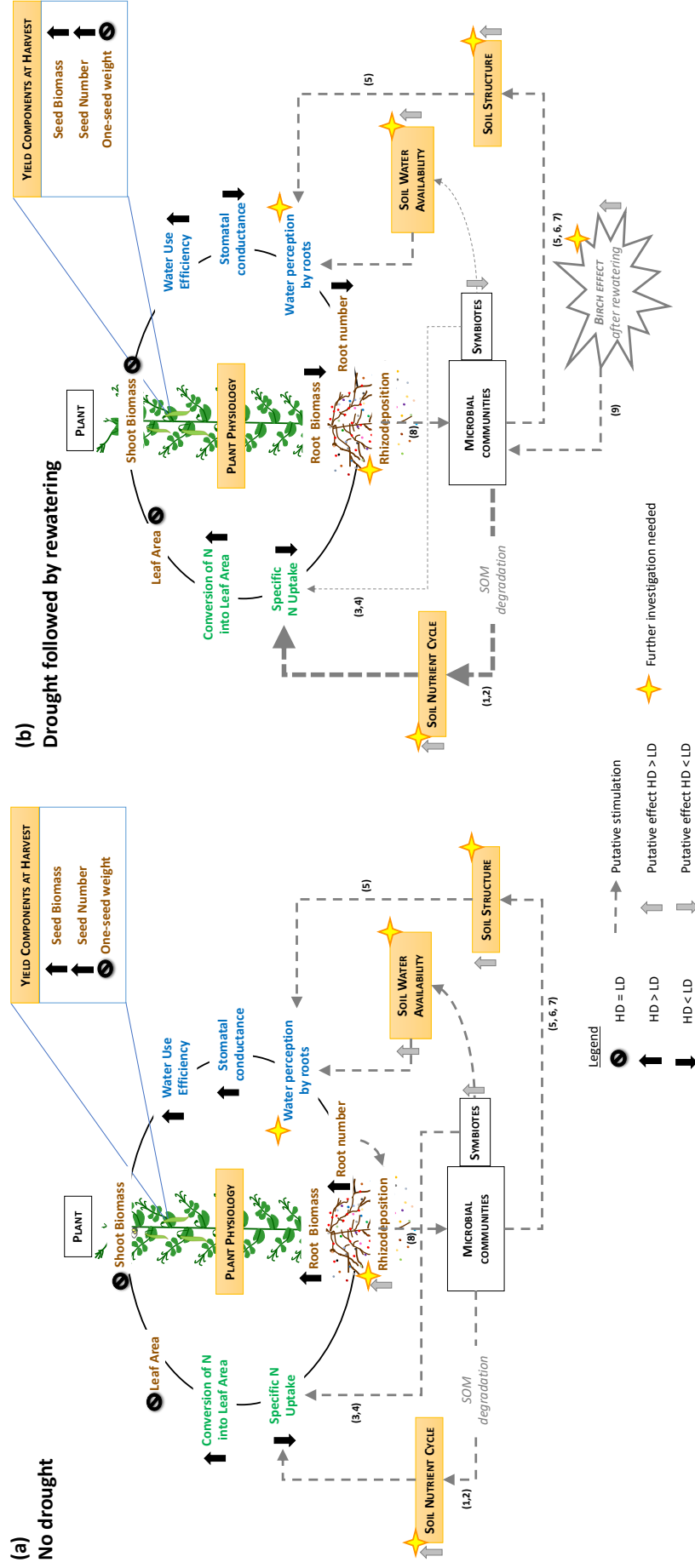


Figure 15 : Modèle conceptuel résumant les conséquences d'une augmentation du niveau de diversité microbienne du sol (High Diversity «HD» vs Low Diversity «LD») sur la physiologie et la productivité des plantes de pois du génotype sauvage Frisson, en fonction de la disponibilité en eau du sol.

A- Condition hydrique non limitante pendant l- intégralité du cycle de vie de la plante. **B-** Période de déficit hydrique en phase végétative suivie d'un ré-arrosage. Les mécanismes sous-jacents, soit mis en évidence, soit supposés à partir de nos résultats sont également représentés. Les traits ou processus autour du cercle représentent les réponses des plantes âgées de cinq semaines après le semis : ceux liés aux flux d'eau sont en bleu, ceux liés à l'azote sont en vert et ceux liés au carbone sont en marron. Les cases jaunes sous le cercle représentent les mécanismes du sol putativement modulés par la diversité microbienne entre cinq semaines après le semis et la maturité physiologique de la plante. L'encadré jaune au-dessus du cercle présente les impacts du niveau de diversité microbienne sur les composantes du rendement à maturité physiologique. Les effets positifs, négatifs ou neutres de la diversité microbienne sont mis en évidence par des flèches vers le haut, vers le bas et un cercle barré, respectivement. Les symboles noirs représentent des effets mesurés tandis que les symboles gris représentent des effets putatifs basés sur la littérature. (1) Maron *et al.*, 2018; (2) Baumann *et al.*, 2013; (3) Bonfante *et al.*, 2013; (4) Marschner *et al.*, 1994; (5) Helliwell *et al.*, 2014; (6) Naveed *et al.*, 2016; (7) Remilde Gordon *et al.*, 2014; (8) Guyonnet *et al.*, 2018; (9) Birch 1958.

2.3 Interaction légumineuse x communautés microbiennes du sol en conditions hydriques fluctuantes

↳ Contexte

Dans le sol, le déficit hydrique a un impact sur la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes (Barnard *et al.*, 2013; Hueso *et al.*, 2012), entraînant une diminution de la minéralisation de la matière organique et du recyclage des nutriments, et pouvant donc affecter la croissance des plantes (Lau & Lennon, 2011; Marschner *et al.*, 2004). Cependant, des études récentes suggèrent que ces effets néfastes sur la productivité des plantes peuvent, dans une certaine mesure, être contrebalancés par la diversité de la communauté microbienne du sol (c'est-à-dire le nombre d'espèces). En effet, il a été démontré que la diversité des communautés microbiennes est positivement corrélée avec leur stabilité (Tardy *et al.*, 2014) et leur activité en termes de minéralisation de la matière organique du sol (Bauman *et al.*, 2013; Maron *et al.*, 2018) ou de processus de transformation de l'azote (Philippot *et al.*, 2013).

L'UMR Agroécologie est un lieu unique pour susciter des interactions entre écophysioles et écologues microbiens. Les premiers travaux avaient été initiés dans l'équipe dans le cadre du co-encadrement de la thèse d'A. Zancarini (2009-2012) par N. Munier-Jolain, C. Salon et C. Mougel chez l'espèce modèle *M. truncatula*. Lors de ces travaux, il a été montré que le génotype de la légumineuse modulait la structure des communautés bactériennes de la rhizosphère, et que les stratégies nutritionnelles (carbonée et azotée) étaient corrélées à la structure génétique des communautés bactériennes ([PUB5]; Zancarini *et al.*, 2013). Ces résultats très prometteurs m'ont incité à pérenniser la prise en compte des communautés microbiennes rhizosphériques dans nos schémas conceptuels, et à proposer une preuve de concept visant à évaluer l'intérêt de la diversité des communautés microbiennes chez une légumineuse soumise à un déficit hydrique.

↳ La diversité des communautés microbiennes n'influence pas la tolérance du pois au déficit hydrique, mais module sa résilience.

Afin d'évaluer l'intérêt de prendre en compte les communautés microbiennes rhizosphériques (symbiotiques ou non) pour une meilleure stabilité des légumineuses en conditions hydriques fluctuantes, nous avons choisi de réaliser une preuve de concept dans le cadre du projet Université de Bourgogne-BQR (coll P.A. Maron, pôle BIOME et G. Duc, équipe ECP, pôle GEAPSI). Nous avons souhaité (i) tester l'hypothèse selon laquelle une plus grande diversité des communautés microbiennes et fongiques du sol permet une meilleure stabilité de la plante en conditions hydriques défavorables, et (ii) évaluer l'importance relative des communautés symbiotiques *versus* non symbiotiques pour la stabilité de la plante après un déficit hydrique. Pour cela, l'utilisation de la variabilité génétique disponible au sein du pôle a permis de sélectionner un génotype traditionnel sauvage (mycorhizant et nodulant (Myc+ ; Nod+)) et un génotype mutant non mycorhizant et non nodulant (Myc- ; Nod-) obtenu après mutagenèse au méthane sulfonate d'éthyle- EMS- (Duc & Messenger, 1989 ; Duc *et al.*, 1989). Ces deux génotypes ont été comparés vis-à-vis de leur réponse à une période de déficit hydrique, dans un sol inoculé avec trois niveaux croissants de diversités microbiennes.

A l'issue de la période de stress, il n'y a pas eu d'effet observable du niveau de diversité microbienne sur la réponse de la plante au stress (le stress diminue la biomasse totale d'environ 55%). En revanche, à maturité physiologique, soit 2 mois plus tard en conditions hydriques optimales, l'effet du déficit hydrique est plus important chez les plantes soumises à un niveau de diversité microbienne plus restreint. Ceci est vrai pour le génotype sauvage, comme pour le mutant ne réalisant pas de symbiose. Ceci suggère que **le niveau de diversité ne confère pas directement une meilleure tolérance au déficit hydrique, mais qu'il a un impact sur la récupération de la plante après le déficit hydrique**. Quant à la question du poids des symbioses vis-à-vis de la réponse de la plante au niveau de diversité microbienne, nous concluons que la symbiose ne masque pas l'effet du niveau de diversité, puisque les réponses observées sont similaires chez le génotype sauvage et son mutant ne réalisant pas de symbiose [PUB19]. Grâce à l'utilisation du cadre d'analyse structure-fonction (précédemment décrit en **Figure 5**) pour décrire le fonctionnement de la plante lors de la période de déficit hydrique et lors de la phase de récupération, un modèle conceptuel résumant les conséquences d'une augmentation du niveau de diversité microbienne a été proposé (**Figure 15**).

Ce travail a donc mis en avant la nécessité de prendre en compte, même chez une légumineuse, les communautés microbiennes dans leur ensemble et de ne pas se restreindre aux communautés symbiotiques si l'on souhaite valoriser les interactions plante-microorganismes en conditions hydriques fluctuantes. Il a également souligné qu'un maintien de la biodiversité microbienne de nos sols était essentiel pour permettre une meilleure résilience de nos cultures.

2.4 Conclusion de l'Axe 2

Depuis mon arrivée en 2011 dans l'équipe d'écophysiologie des légumineuses, j'ai dégagé de nouvelles thématiques de recherches sur un front de science jusqu'alors inexploré, en contribuant au développement des approches pluri-disciplinaires sur la thématique de la nutrition azotée des légumineuses en conditions hydriques limitantes. En bénéficiant du développement de nouvelles technologies au niveau local (par exemple le développement de la plateforme de phénotypage haut-débit), et à la croisée des différentes disciplines, c'est par le biais de collaborations variées et toujours particulièrement enrichissantes que j'ai pu acquérir une vision intégrée du fonctionnement de la plante dans le continuum sol- plante – atmosphère. C'est pour cette vision que je suis aujourd'hui sollicitée pour ma participation à des conseils scientifiques, à des comités de pilotage de thèse, à des évaluations de projets etc...

La mise en œuvre de ces travaux a également été l'occasion d'acquérir une expérience dans la coordination et la gestion de projet avec des interlocuteurs multiples (pôles de compétitivité, partenaires privés, académiques nationaux ou internationaux...), et dans l'encadrement et l'animation de la recherche. Tout d'abord dans l'encadrement d'étudiants, du stage découverte post-bac à l'encadrement de M2 (20 étudiants dont 5 en M2), mais aussi en co-encadrement de thèse : M. Couchoud (2016-2020) et actuellement C. Jacques (2018-). Pour l'animation de la recherche, en animant l'équipe d'écophysiologie des légumineuses (EcoLeg) depuis 2019.

Les travaux menés jusqu'alors ont permis de progresser dans la compréhension des équilibres et compromis entre gestion de l'eau, de l'azote et du carbone par la légumineuse en conditions de sécheresse, en plaçant le système racinaire au cœur de cette vision systémique. Cependant, l'objectif finalisé visant à proposer des idéotypes de légumineuses plus résilients est encore bien loin, les travaux menés présentant des limites d'une part dans l'interprétation des données multiples et d'autre part dans leur transposition en conditions naturelles mais ils ouvrent la voie à de nouvelles questions qui seront abordées dans le projet de recherche.

MON EXPERIENCE DE RECHERCHE : UNE QUESTION DE GESTION DES COMPROMIS

Je ne vais pas revenir ici sur les résultats majeurs issus de mes recherches, mais plutôt prendre un peu de recul sur l'évolution de mon expérience de la recherche. Au cours de ces quinze dernières années, *i.e* depuis le début de ma thèse, j'ai parcouru deux thématiques principales : celle de la qualité des fruits et celle du prélèvement des ressources azotées des légumineuses en conditions hydriques fluctuantes. Si ces thématiques sont assez éloignées, j'éprouve toujours un intérêt pour la question de la qualité des produits récoltés : le prélèvement des ressources étant en effet une première étape dans l'élaboration de la qualité des graines de légumineuses. Concrètement, cet intérêt se traduit par ma participation assidue au Réseau « Qualité des produits récoltés » porté par le département AgroEcoSystem où la prise en compte des interactions plante-microorganismes est maintenant bien consolidée, et par la volonté de davantage évaluer la qualité des graines dans mon futur projet de recherche (Volet 1).

J'ai eu à cœur **d'aborder les questions de recherche de manière inter-disciplinaire, avec un centre de gravité toujours ancré en écophysiologie**. Si au départ le fil rouge de mes travaux semblait être méthodologique par des approches de biologie intégrative, il me semble finalement que d'autres éléments le constituent. D'une part, la question de la **gestion des équilibres ou compromis** (« trade-off ») : taille et qualité du fruit / relations source-puits / flux d'eau versus flux d'azote / nombre versus taille des nodosités..., et d'autre part la prise en compte de la **variabilité inter- ou intra-spécifique**.

Au-delà des aspects thématiques de mes travaux de recherche, cette question de la gestion des équilibres / compromis s'est aussi déclinée dans la manière dont j'ai abordé mon travail de recherche, et qui a évidemment évolué au fil des années :

✧ **Compromis entre multi-disciplinarité et spécificité disciplinaire.** La richesse des approches multi-disciplinaires me paraît toujours indéniable aujourd'hui en permettant d'obtenir une vision plus intégrée du système. Pour autant, il n'a pas toujours été facile de trouver l'équilibre entre ma spécificité disciplinaire (l'écophysiologie) que je devais préserver et la curiosité intellectuelle que suscitaient les autres disciplines. On ne peut pas être spécialiste de tout, mais doit-on pour autant n'être spécialiste de rien ? Bien que provocatrice, cette question est inhérente à ce genre d'approche, et met au cœur de celle-ci la place des relations interpersonnelles. En effet, le travail en multi-disciplinarité, une fois la phase de partage de vocabulaire et de concepts réalisée, a ceci de particulier qu'il requiert une confiance beaucoup plus importante envers ses collaborateurs qu'un travail strictement mono-disciplinaire puisque le collaborateur intervient dans notre zone d'incompétence. Cette prise de risque à chaque nouvelle collaboration s'est révélée être à l'origine d'une forte motivation pour mes activités de recherche. *Toutefois, aboutir à une intégration des résultats issus de différentes disciplines demeure toujours un graal...et constitue donc un moteur important dans le développement de mon futur projet de recherche.*

✧ **Compromis entre participation à l'enseignement et à l'encadrement d'étudiants.** Au début de mon parcours, j'ai privilégié la participation à l'enseignement, en particulier *via* des travaux pratiques et dirigés sur des thématiques variées. Aujourd'hui je privilégie l'encadrement d'étudiants, car il constitue pour moi à la fois une opportunité d'accompagner ces jeunes scientifiques dans la durée et donc de manière plus approfondie, et également une manière de nous enrichir mutuellement. Ma manière d'encadrer les étudiants a elle aussi évolué au cours des années : l'encadrement très rapproché de mes premières années de recherche, a laissé place à un encadrement plus ouvert, tout en veillant à maintenir une forte disponibilité envers les étudiants.

✧ **Compromis entre travaux de recherche et management d'équipe.** Le souhait de prendre en charge des missions d'animation de la recherche a été grandissant au cours des dernières années. En effet, la réalisation d'un travail de qualité ne peut se faire qu'au sein d'un collectif solide et solidaire. Ma mission en tant qu'animatrice de l'équipe EcoLeg se révèle être une activité extrêmement enrichissante et dynamisante, que je poursuivrai en parallèle de mon projet de recherche.

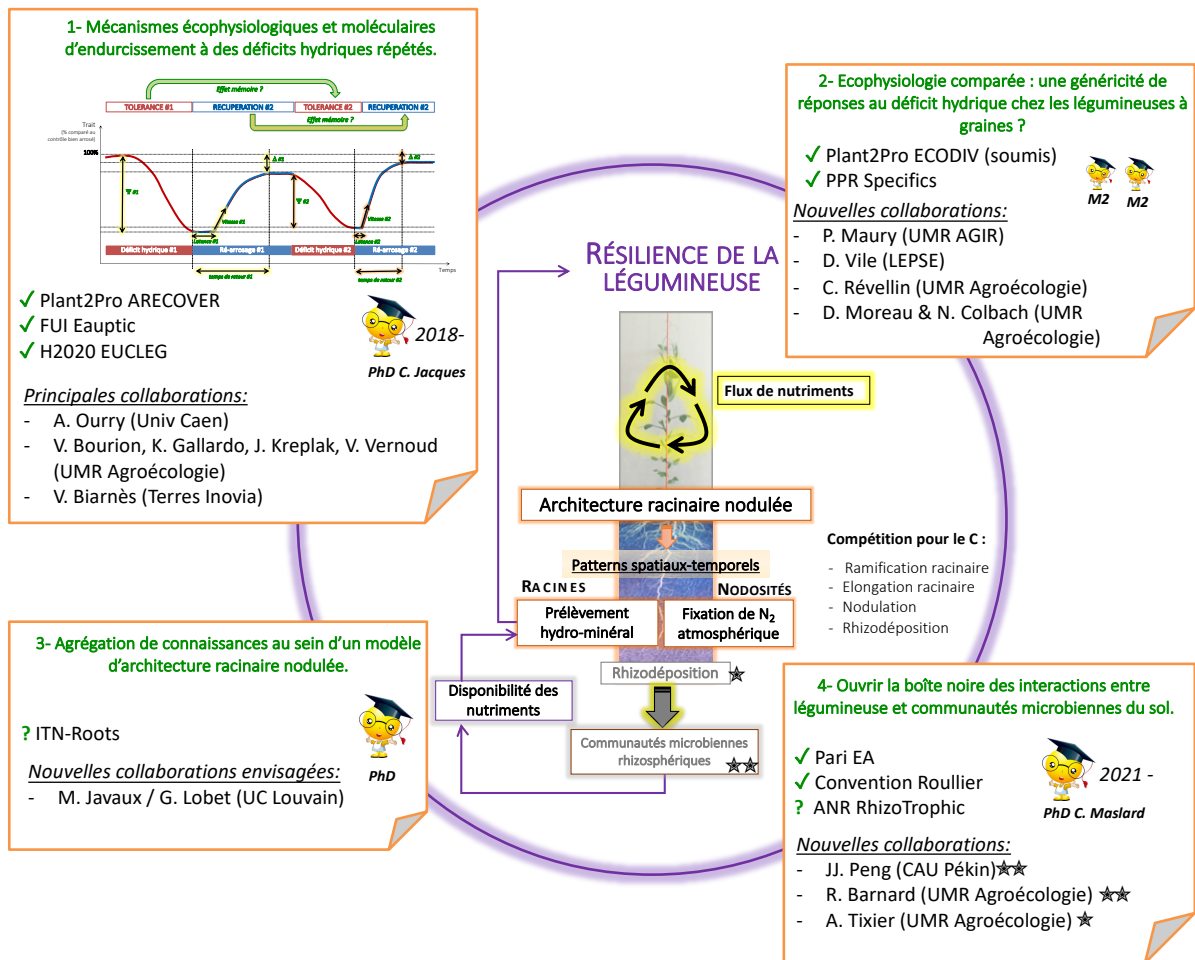


Figure 16 : Présentation synthétique du projet de recherche.

Financements obtenus (✓), projets en cours de soumission ou de montage (?), et principales collaborations (★ collaboration sur la thématique « rhizodépôtion », et ★★ sur la thématique « Communautés microbiennes rhizosphériques »).

PROJET DE RECHERCHE

Mon projet de recherche au sein de l'équipe EcoLeg de l'UMR Agroécologie, aura des ambitions qui s'articuleront dans la continuité des travaux précédemment réalisés, sur un système simplifié d'interaction « Légumineuse x rhizobium », ou un système plus complexe « Légumineuse x communautés microbiennes du sol ». Il consistera d'une part à préciser les mécanismes écophysio­logiques et les bases moléculaires associées à ces réponses (volets 1 et 2), d'autre part à agréger les résultats précédemment obtenus concernant la réponse intra et inter-spécifique de l'architecture des racines nodulées au sein d'un modèle écophysio­logique (volet 3), et enfin à approfondir l'analyse des interactions avec les micro-organismes du sol, en prenant en compte leur dynamique spatio-temporelle (volet 4). Ce projet reposera sur la participation / la coordination de projets avec des collaborations locales, nationales et internationales, et sur l'encadrement d'étudiants en thèse ou en master (Figures 16 et 17).

VOLET 1. MECANISMES ECOPHYSIOLOGIQUES ET MOLECULAIRES PERMETTANT A LA PLANTE DE S'ENDURCIR LORS DE DEFICITS HYDRIQUES REPETES.

Comme nous l'avons évoqué dans la partie « 2.1 Contexte général » de mes travaux de recherche, l'instabilité des rendements et de la qualité des graines chez le pois de printemps est particulièrement liée à sa sensibilité aux conditions hydriques fluctuantes au cours de son cycle. En effet, cette espèce rencontre souvent un ou plusieurs épisodes de déficit hydrique pendant les phases sensibles du cycle (floraison et remplissage des graines), la rendant très vulnérable et impactant fortement les rendements.

Pourtant, la plante peut enclencher des mécanismes de défense dits « de priming » en réponse à un premier stress ou « d'effet mémoire » lorsqu'elle est soumise à des stress successifs, ce qui lui confère une résistance plus rapide ou plus efficace à des stress répétés (Bruce *et al.* 2007; Conrath 2009). Ce phénomène d'effet mémoire a été principalement mis en évidence dans le cas de stress biotiques, et de stress thermiques mais il a été moins abordé dans le cas de déficits hydriques. Walter *et al.* (2011) ont fourni les premières preuves physiologiques d'un effet mémoire induit par plusieurs épisodes de déficits hydriques chez une graminée (*Arrhenatherum elatius*) et d'autres études ont fourni des preuves moléculaires lors de plusieurs épisodes de déshydratation chez l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana* (Ding *et al.* 2013, Virvoulet & Fromm 2015). Une meilleure valorisation de cet « effet mémoire » à l'échelle du cycle chez les légumineuses à graines pourrait ainsi être **un levier d'amélioration de leur productivité**.

Aussi, sur la base des connaissances précédemment acquises, nous avons émis l'hypothèse que la **structure du système racinaire nodulé et sa plasticité peuvent permettre à la plante de mieux tolérer des déficits hydriques simples ou répétés**. Les éléments qui y contribueraient incluent (i) la capacité de prospection racinaire vers les zones les moins sèches, (ii) l'initiation et la localisation des nodosités sur le système racinaire (des nodosités plus profondes ont un risque plus faible d'être soumises à un déficit hydrique, et peuvent donc avoir une activité de fixation plus stable en conditions limitantes en eau), (iii) un compromis entre développement/croissance des racines et des nodosités permettant un prélèvement d'eau, d'N et d'autres nutriments (P, S...) à moindre coût, (iv) une mobilisation de l'effet mémoire des racines et des nodosités en cas de déficits hydriques multiples. Ces questions seront explorées en conditions contrôlées et au champ, dans le cadre d'un projet **Plant2Pro « ARECOVER » (2020-2022)** que je coordonne, en collaboration avec l'interprofession (Terres Inovia). Ce projet fera appel à une approche inter-disciplinaire incluant écophysio­logie, génétique, physiologie moléculaire et bioinformatique.

Par ailleurs, la question de l'effet mémoire est également abordée dans le projet **FUI « Eauptic » (2018-2022)** qui poursuit la collaboration entre l'UMR EVA de Caen [PUB7] et le partenaire privé Groupe Roullier. Les objectifs de ce projet vont au-delà de l'étude du compartiment racinaire car il s'agira notamment de mieux comprendre l'écophysio­logie de la plante de pois pour le prélèvement de nutriments, leur stockage et leur remobilisation vers les graines lors de déficits hydriques répétés [PUB16]. Ici, la nutrition azotée ne constituera

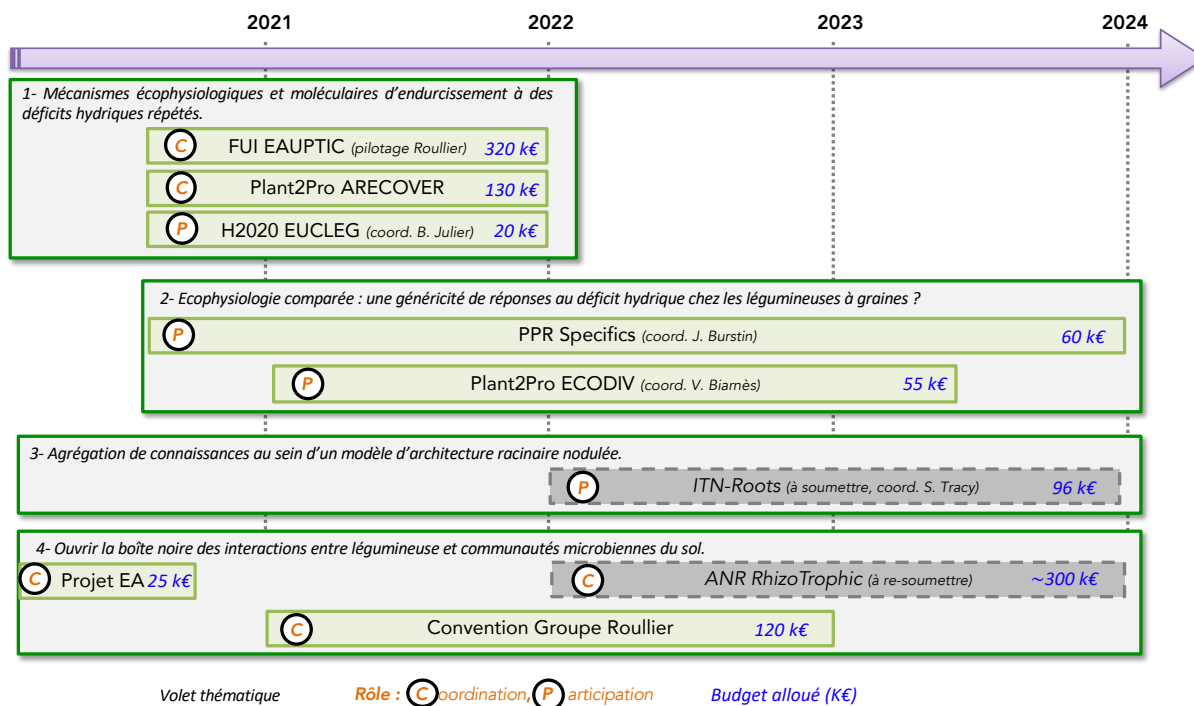


Figure 17 : Chronogramme du projet de recherche

pas l'élément central du projet, puisqu'une étude élargie au ionome incluant micro- et macro- éléments sera réalisée. Pour cela, dans le cadre de la thèse de C. Jacques, nous allons (1) déterminer l'empreinte ionomique spécifique de chacune des 14 carences en macro- et micro-éléments chez le pois et mesurer l'absorption et le potentiel de remobilisation de chaque élément, (2) quantifier l'impact de déficits hydriques sur l'empreinte ionomique et la physiologie de la plante, (3) décrire les réseaux géniques à la base de la réponse du pois lors de déficits hydriques multiples et (4) hiérarchiser les mécanismes impliqués au sein d'un modèle intégratif.

VOLET 2. PROJET D'ÉCOPHYSIOLOGIE COMPAREE : UNE GENERICITE DE REPONSES AU DEFICIT HYDRIQUE CHEZ LES LEGUMINEUSES ?

Suite aux résultats préliminaires obtenus sur une diversité de légumineuses, mais sur un génotype représentatif de chaque espèce, nous souhaitons élargir notre étude à une diversité non plus uniquement interspécifique, mais aussi à **introduire une diversité intra-spécifique** (au moins 5 variétés) **au sein de chacune des espèces étudiées** (pois, féverole, lupin, pois chiche, lentille, soja). Par ailleurs, **l'identité du partenaire symbiotique** (ie souche du *rhizobium*) en interaction avec la légumineuse joue un rôle déterminant dans la nutrition azotée de la plante : en effet, certaines souches sont plus compétitives que d'autres, plus efficaces dans leur activité fixatrice de N₂ que d'autres (Laguerre *et al.*, 2003) et plus tolérantes à des stress osmotiques que d'autres (Atieno & Lesueur, 2018). Il a d'ailleurs été montré récemment par nos collègues généticiens, qu'il existait un déterminisme génétique de l'association entre plante de pois et souche de *rhizobium* (Bourion *et al.*, 2018). Dans ce contexte, en faisant **varier au maximum la diversité des acteurs des interactions légumineuses x rhizobium**, nous serons en mesure d'apprécier les stratégies (architecture racinaire, flux N, C et d'eau au sein de la plante entière) permettant à la plante de mieux tolérer le déficit hydrique.

Ces travaux seront mis en œuvre dans le cadre d'un projet **Plant2Pro « ECODIV » (2021-2023)** coordonné par l'interprofession (Terres Inovia). Ils feront l'objet de nouvelles collaborations avec C. Révillon (microbiologiste spécialiste des *rhizobium*, UMR Agroécologie, Pôle BIOME), P. Maury (écophysiologiste, UMR AGIR, Toulouse) et D. Vile (expert en écophysiologie comparée, LEPSE Montpellier). Par ailleurs, dans le cadre du projet **PPR « Specifics » (2021-2026)**, coordonné par J. Burstin (UMR Agroécologie, Pôle GEAPSI), la genericité / spécificité des réponses au déficit hydrique sera également évaluée chez plusieurs variétés de Pois et de Féverole. Cette caractérisation sera ensuite mobilisée pour évaluer la compétitivité pour l'eau de ces espèces / variétés vis-à-vis des adventices. Pour ce faire, le modèle FLOR-SYS (Gardarin *et al.*, 2012; Colbach *et al.*, 2019) sera utilisé en collaboration avec D. Moreau et N. Colbach (UMR Agroécologie, Pôle Gestad).

VOLET 3. AGREGATION DE CONNAISSANCES AU SEIN D'UN MODELE D'ARCHITECTURE RACINAIRE NODULEE

Depuis mon arrivée au sein de l'équipe EcoLeg en 2011, j'ai réalisé de nombreuses expérimentations qui m'ont permis d'acquérir un large jeu de données sur l'impact de déficits hydriques sur les relations entre croissance nodulaire et racinaire d'une diversité de génotypes de Pois, et d'une diversité d'espèces de légumineuses à graines. L'objectif à moyen terme sera **d'agréger ces résultats au sein d'un modèle écophysiologique d'architecture racinaire** initialement proposé par L. Pagès (UR PSH, Avignon) appelé ArchiSimple (Pagès *et al.*, 2014) qui a été adapté au pois et complexifié en ajoutant la dimension d'acquisition d'azote par les nodosités par AS. Voisin (modèle PeaNod non publié). L'enjeu sera d'intégrer les flux d'eau à ces modèles qui prennent actuellement en compte les flux de C (ArchiSimple) ou flux de C et de N (Pea-Nod). Au-delà de la seule formalisation des flux de C, N et eau au sein d'un modèle, l'objectif est de pouvoir tester *in silico* un large panel de combinaison de traits racinaires et nodulaires afin d'identifier par analyse de sensibilité ceux qui pourraient être les plus pertinents à proposer comme cible de sélection. A plus long terme, ce modèle pourrait également (i) être proposé en une version plus générique, afin de s'adapter aux différentes espèces de

légumineuses, (ii) être combiné à des approches de génétique d'association sur les paramètres génétiques du modèle dans un objectif de « sélection assistée par modèle », comme présenté dans l'axe 1 de mes travaux de recherche.

La mise en œuvre du démarrage de ces travaux de modélisation, qui demandent des compétences non présentes dans notre pôle GEAPSI, pourra être proposée dans le cadre d'une thèse, en co-encadrement avec les leaders internationaux en modélisation des interactions hydriques sol-racines (ex. M. Javaux ou G. Lobet, Université Catholique de Louvain ; Passot *et al.*, 2019). Ils pourront également s'appuyer sur les travaux précédemment engagés par AS Voisin (modèle Pea-Nod). Pour cela, je propose un sujet de thèse dans le cadre d'un projet européen ITN (Inovative Training Networks) actuellement en cours de montage par Saoirse Tracy (University College Dublin), et qui rassemble une dizaine de laboratoires européens passionnés par la plasticité racinaire.

VOLET 4. OUVRIR LA BOITE NOIRE DE L'INTERACTION ENTRE LEGUMINEUSE ET COMMUNAUTÉS MICROBIENNES DU SOL

Suite à la preuve de concept établie dans l'axe 2.3 de mes travaux de recherche, faisant état de l'importance des communautés microbiennes pour la résilience des légumineuses à des stress abiotiques, nous souhaitons maintenant **aller plus loin dans la compréhension de ces interactions plante x microorganismes du sol afin d'améliorer l'efficacité de prélèvement des ressources par la plante en conditions limitantes**. Le renfort scientifique au sein de l'équipe lié à l'arrivée en 2019 d'Aude Tixier (CRCN INRAE) sur la thématique de la rhizodéposition va nous permettre d'aller plus loin dans la compréhension des interactions entre légumineuses et communautés microbiennes du sol.

Les liens entre efficacité de prélèvement des nutriments, architecture racinaire nodulée, rhizodéposition (quantité et qualité des rhizodépôts) et composition des communautés microbiennes seront explorés par des approches d'écophysiologie classiques combinées à de la physiologie moléculaire et de l'écologie microbienne. Cette thématique sera déclinée sur deux systèmes biologiques :

- **L'interaction entre plante de soja et communautés microbiennes sous fortes températures** sera étudiée dans le cadre d'une thèse CIFRE (dépôt octobre 2020) en collaboration avec le Groupe Roullier et la CAU de Pékin (JJ Peng, écologue microbienne de la rhizosphère) dans le cadre du LIA signé en janvier 2020 et intitulé « Agroecology – Green Agricultural Development ».

Les fortes températures ont de multiples impacts sur les légumineuses :

- La photosynthèse et la respiration des plantes sont affectées par des températures élevées au-dessus de certains seuils qui varient selon les espèces de légumineuses. Selon le stade phénologique, la manière dont les fortes températures module l'allocation du C au système racinaire n'est pas clairement établie : elles pourraient affecter la compétition pour C à la fois entre les racines et les nodosités. En tout état de cause, elles induisent des changements dans leur nutrition, leur croissance et leur développement (pour review, voir Sita *et al.*, 2017).
- Les fortes températures ont également un impact sur la communauté microbienne du sol dans sa composition, sa diversité et sa fonction, et façonnent ses interactions avec les plantes (Barcenas-Moreno *et al.*, 2009; Peng *et al.*, 2018). En particulier, les fortes températures affectent les relations symbiotiques entre les légumineuses et les *rhizobia* et par conséquent la nutrition azotée des plantes. Les fortes températures affectent également l'activité des microbes non symbiotique du sol, en modulant la quantité, la disponibilité et la composition des composés carbonés rhizodéposés dans la rhizosphère (C labile principalement) par la plante (Kuz'yakov, *et al.*, 2007; Mainali *et al.*, 2014; Yin *et al.*, 2013; Bakhshandeh *et al.*, 2019), induisant des changements dans la structure de la communauté microbienne, avec des conséquences potentielles sur la nutrition des plantes.

L'enjeu de cette thèse sera de **caractériser l'impact de fortes températures sur l'architecture racinaire nodulée, les flux de C intra-plante, les fonctions microbiennes liées à la disponibilité des nutriments dans le sol et leur prélèvement par la plante**.

- L'interaction entre plante de pois et communautés microbiennes sous déficit hydrique pourra également être étudiée autour d'un projet collaboratif au sein du pôle GEAPSI. Pour cela, je souhaite re-déposer un projet ANR sur cette thématique (non financé l'an dernier), qui puisse être un projet scientifique commun à l'équipe d'écophysiologie, et en forte interaction avec l'équipe de génétique, où les démarches sans a priori (génétique d'association, réseaux de gènes) se combineront à des approches mécanistiques d'écophysiologie. Le caractère qui me paraît innovant dans ce projet repose sur la caractérisation dans l'espace et dans le temps des interactions entre racines et communautés microbiennes. En effet, l'activité de prélèvement hydrominéral et de rhizodéposition (quantité et qualité) diffèrent selon leur position le long de la racine (York *et al.*, 2016), tout comme la composition des communautés microbiennes (Kawasaki *et al.*, 2016). Ainsi, la plasticité d'un système racinaire nodulé, lorsqu'il est confronté à un déficit hydrique pourrait non seulement permettre une meilleure acquisition des ressources par effet de niche, mais également par modification des cycles biogéochimiques dans le sol *via* son interaction avec les communautés microbiennes.

Les objectifs du projet seront d'étudier :

- (i) le déterminisme génétique de la plasticité du système racinaire à une contrainte hydrique et de l'interaction entre pois et communautés microbiennes du sol (par approche de génétique d'association). Coll V. Bourion, généticienne, Équipe ECP, Pôle GEAPSI
- (ii) la réponse à la sécheresse de la plante de pois et de la communauté microbienne du sol à différentes positions le long des racines, représentant ainsi des âges physiologiques variés et des teneurs en eau contrastées. Coll. R Barnard, Ecologue microbien, Équipe EcoLeg, Pôle GEAPSI
- (iii) le rôle des rhizodépôts (en quantité et en qualité) dans l'interaction pois x communautés microbiennes pour un set de géotypes contrastés pour leur réponse au déficit hydrique et pour les communautés microbiennes associées. Coll. Aude Tixier, écophysiologiste de la rhizodéposition, Équipe EcoLeg, Pôle GEAPSI

CONCLUSION DU PROJET DE RECHERCHE

Les actions proposées dans ce projet de recherche sur la résilience des légumineuses aux contraintes abiotiques, mobiliseront toujours des démarches de biologie intégrative, mais elles se tourneront davantage vers une démarche prédictive, que ce soit *via* l'utilisation de modèles écophysiologiques (architecture racinaire nodulée, FLOR-SYS...) ou *via* la construction de réseaux de gènes.

Ces actions viseront à avancer dans l'acquisition de nos connaissances, mais aussi à générer des perspectives sur le plan appliqué telles que :

- (i) l'identification de traits végétaux morphologiques ou fonctionnels qui pourraient être des cibles pour l'amélioration variétale (projets ARECOVER, SPECIFICS ou ECODIV),
- (ii) la recherche de diversité allélique pour les gènes clés susceptibles d'améliorer la résilience de la légumineuse,
- (iii) l'identification d'indicateurs précoces de déficit hydrique afin de raisonner les apports de macro- ou micro-nutriments au cours de la culture (projet EAUPTIC).

- **ÉTUDIANTS EN THESE / STAGIAIRE ENCADRES**
- **ÉTUDIANTS EN THESE AIDES POUR L'INTERPRETATION DES RESULTATS / REDACTION D'ARTICLE**

1- ARTICLES SCIENTIFIQUES PUBLIES

[PUB1] **Prudent M.**, Causse, M., Génard, M., Tripodi, P., Grandillo, S., Bertin, N. (2009). Genetic and physiological analyses of tomato fruit weight and composition : influence of carbon availability on QTL detection, *Journal of Experimental Botany*, 60:923-937.

[PUB2] **Prudent M.**, Bertin N., Génard M., Muños S., Rolland S., Garcia V., Petit J., Baldet P., Rothan C. and Causse M. (2010). Genotype-dependent response of growing tomato fruit to carbon availability, *Plant, Cell and Environment*, 33: 1186–1204.

[PUB3] Do P.T., **Prudent M.**, Sulpice R., Causse M., Fernie A.R. (2010). The influence of fruit load on the tomato pericarp metabolome in a *Solanum chmielewskii* introgression line population, *Plant Physiology*, 154: 1128-1142.

[PUB4] **Prudent M.**, Lecomte A., Bertin N., Causse M., Génard M. (2011). Combining ecophysiological modelling and quantitative trait loci analysis to identify key elementary processes underlying tomato fruit sugar concentration, *Journal of Experimental Botany*, 62: 907-919.

[PUB5] **Zancarini A.**, Mougél C., Voisin A.S., **Prudent M.**, Salon C., Munier-Jolain N. (2012) Soil nitrogen availability modifies the nutrition strategies of the interaction between *Medicago truncatula* and the associated rhizosphere microbial communities. *Plos One*, 7 (10). DOI : 10.1371/journal.pone.0047096.

[PUB6] **Prudent M.**, Dai Z.W., Génard M., Bertin N., Causse M., Vivin, P (2014). Fruit size in relation to competition for resources: a common model shared by two species and several genotypes grown under contrasted carbohydrate levels. *Ecological Modelling*, 290: 54-64. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.10.023

[PUB7] **Maillard A.**, Diquélou S., Billard V., Lainé P., Garnica M., **Prudent M.**, Garcia-Mina J.M., Yvin J.C., Ourry A. (2015). Leaf mineral nutrient remobilization during leaf senescence and modulation by nutrient deficiency. *Frontiers in Plant Science*, 6 : 317. DOI=10.3389/fpls.2015.00317

[PUB8] **Prudent M.**, Salon C., Souleimanov A., Emery R.J.N., Smith L.D. (2015) Soybean is less impacted by water stress using *Bradyrhizobium japonicum* and thuricin-17 from *Bacillus thuringiensis*. *Agronomy for Sustainable Development*, 35: 749-757. DOI : 10.1007/s13593-014-0256-z

[PUB9] Gaba S., Lescourret F., Boudsocq S., Enjalbert J., Hinsinger P., Journet E.P., Navas M.L., Wery J., Louarn G., Malézieux E., Pelzer E., **Prudent M.**, Ozier-Lafontaine H (2015). Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development* , 35: 607-623. DOI: 10.1007/s13593-014-0272-z

[PUB10] Voisin A.S., **Prudent M.**, Duc G., Salon C. (2015). Pea nodule gradients explain N nutrition and limited symbiotic fixation in hypernodulating mutants. *Agronomy for sustainable Development*, 35:1529-1540. doi: 10.1007/s13593-015-0328-8.

[PUB11] **Prudent M.**, Salon C, Smith DL, Emery RJN. (2016). Nod factor supply under water stress conditions modulates cytokinin biosynthesis and enhances nodule formation and N nutrition in soybean. *Plant Signaling & Behavior* 11, e1212799.

[PUB12] **Prudent M.**, Vernoud V, Girodet S, Salon C. (2016) How nitrogen fixation is modulated in response to different water availability levels and during recovery: a structural and functional study at the whole plant level, *Plant and Soil*, 399:1-12. doi: 10.1007/s11104-015-2674-3.

[PUB13] Jeudy C., Adrian M., Baussard C., Bernard C., Bernaud E., Bourion V., Busset H., Cabrera-Bosquet L., Cointault F., Han S., Lamboeuf M., Moreau D., Pivato B., **Prudent M.**, Trouvelot S., Truong H.N., Vernoud V., Voisin A-S., Wipf D., Salon C. (2016). RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant Methods* 12, 31.

[PUB14] Génard M., Lescourret F., Dai Z., Quilot-Turion B., **Prudent M.** (2016). An ecological multi-level theory of competition for resources used to analyze density-dependence effects in fruit production. *Acta Horticulturae* DOI 10.17660/ActaHortic.2016.1130.6

[PUB15] Salon C., Avice J-C., Colombié S., Dieuaide-Noubhani M., Gallardo K., Jeudy C., Ourry A., **Prudent M.**, Voisin A-S., Rolin D. (2017). Fluxomics links cellular functional analyses to whole-plant phenotyping. *Journal of Experimental Botany* 68, 2083-2098. DOI : 10.1093/jxb/erx126

[PUB16] Etienne P., Diquelou S., **Prudent M.**, Salon C., Maillard A., Ourry A. (2018). Macro and Micronutrient Storage in Plants and Their Remobilization When Facing Scarcity : The Case of Drought. *Agriculture (Basel)*, 8 (1), 17. , DOI : 10.3390/agriculture8010014

[PUB17] **Couchoud, M.**, Der, C., Girodet, S., Vernoud, V., **Prudent, M.**, Leborgne-Castel, N. (2019). Drought stress stimulates endocytosis and modifies membrane lipid order of rhizodermal cells of *Medicago truncatula* in a genotype-dependent manner. *BMC Plant Biology*, 19. , DOI : 10.1186/s12870-019-1814-y

[PUB18] **Henriet, C.**, Aime, D., Terezol, M., Kilandamoko, A., Rossin, N., Combes-Soia, L., Labas, V., Serre, R.-F., **Prudent, M.**, Kreplak, J., Vernoud, V., Gallardo, K. (2019). Water stress combined with sulfur deficiency in pea affects yield components but mitigates the effect of deficiency on seed globulin composition. *Journal of Experimental Botany*, 70 (16), 4287 - 4303. , DOI : 10.1093/jxb/erz114

[PUB19] **Prudent, M.**, Dequiedt, S., **Sorin, C.**, Girodet, S., Nowak, V., Duc, G., Salon, C., Maron, P.A. (2020). The diversity of soil microbial communities matters when legumes face drought. *Plant Cell and Environment*, DOI: 10.1111/pce.13712

[PUB20] **Couchoud, M.**, Salon, C., Girodet, S., Jeudy, C., Vernoud V., **Prudent, M.** (2020). Pea efficiency of post drought recovery relies on the strategy to fine-tune nitrogen nutrition. *Frontiers in Plant Science*. doi: 10.3389/fpls.2020.00204

ARTICLES SCIENTIFIQUES EN COURS DE SOUMISSION

- Moreau D., Busset H., Matejicek A., **Prudent M.**, Colbach N. Characterizing weed morphological response to water limitation using an experimental platform for automatic and precise plant watering. *Soumis à Weed Research (01/2021)*.

- **Jacques C.**, Salon C., Vernoud V., **Prudent M.** Drought stress memory at the plant cycle level: a review. A soumettre à *Plants (02/2021)*.

2- RAPPORTS DIPLOMANTS, CHAPITRES D'OUVRAGES

[RA1] **Marion Prudent**. Etude de l'influence du génotype et de la souche d'*Agrobacterium tumefaciens* sur les taux de régénération et de transformation de la tomate. Institut National d'Horticulture (INH), Angers, FRA. 2004.

[RA2] **Marion Prudent**. Organisation, diversité et dynamiques évolutives d'une famille de gènes de résistance aux maladies chez le caféier (*Coffea arabica*). Institut National Agronomique Paris-Grignon (INA-PG), Paris, FRA. 2005.

[RA3] **Marion Prudent**. Analyse des variations de poids et de teneurs en sucres du fruit de tomate par une approche intégrative combinant des études écophysiologique, génétique et moléculaire. Sciences du Vivant [q-bio]. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, 2009. FRA.

[CH1] Salon C., Avice J.C., Larmure A., Ourry A., **Prudent M.** and Voisin A.S. (2011) Plant N fluxes and modulation by nitrogen, heat and water stresses: A review based on comparison of legumes and non-legume plants. INTECH, <http://www.intechweb.org/>.

3- PRODUITS DESTINES A DES UTILISATEURS DE LA RECHERCHE OU A UN PUBLIC LARGE

[PROD1] Voisin AS., Larmure A., Moreau D., Munier-Jolain N., **Prudent M.**, Zancarini A., Salon C. (2009). Tools developed for model legumes – Ecophysiology. Grain Legumes #53.

[PROD2] Salon C., Baussart C., Bernard C., Bourion V., Jeudy C., Lamboeuf M., Martinet J., Moreau D., Prudent M., Voisin A.S. (2019). Phénotypage racinaire haut débit et ses applications à l'étude des interactions plante x microorganismes. Le Sélectionneur Français. 70:65-75.

[PROD3] Salon C., Jeudy C., **Prudent M.**, Bourion V., Tixier A., Lamboeuf M., Martinet J., Voisin AS., Moreau D., Burstin J., Gallardo K., Zancarini A., Larmure A., Couchoud M. (2020) ILS3 highlighted nice results and challenging opportunities for innovative research on grain legume. Legume Perspectives, #18.

[PROD4] Couchoud M., Salon C., Vernoud V., **Prudent M.** (2020) How does pea (*Pisum sativum*) recover from water deficit? Legume Perspectives, #18.

4- COMMUNICATIONS A DES CONGRES INTERNATIONAUX

4.1 Communications Orales Invitées

[COM1] **Prudent, M.**, Salon, C., Smith, D. L., Emery, R. J. N. (2014). *How to decrease the negative impact of water stress on soybean production : application of thuricin-17 and nod factors*. Presented at Top Science International – BASF Symposium 2014 on Unlocking Yield Potential in Soil, Deidesheim, DEU (2014-10-07 - 2014-10-09).

[COM2] **Prudent, M.**, Salon, C., Girodet, S., Jeudy, C., Rossin, N., Boucherot, K., Jacquin, F., Aubert, G., Pateyron, S., Moing, A., Balzergue, S., Vernoud, V. (2017). *Drought response of nodulated roots in pea: from ecophysiological to transcriptomic analyses*. Presented at 8. International Conference on Legume Genetics and Genomics (ICLGG), Siófok, HUN (2017-09-18 - 2017-09-22). 180 p.

[COM3] Salon, C., Declerck, P., Jeudy, C., Moreau, D., **Prudent, M.**, Rothan, C., Voisin, A.-S. (2018). *High throughput root phenotyping, besides shoot phenotyping*. Presented at Seminar China Agricultural University, Pékin, Chine, 23 Avril 2018, CHN (2018-04-23).

[COM4] Salon, C., Bernard, C., Declerck, P., Just, D., **Prudent, M.**, Rothan, C., Jeudy, C. (2018). *In the context of sustainable agriculture how, with plant high throughput phenotyping, can we address the various challenges?*. Presented at COST final meeting Action FA1306. The quest for tolerant varieties - Phenotyping at plant and cellular level, Louvain, BEL (2018-03-21 - 2018-03-22).

[COM5] Salon, C., Voisin, A.-S., **Prudent, M.** (2018). *Challenges to improve nutrients use efficiency and plant–microbial Interactions: case studies of N and legumes*. Presented at Seminar China Agricultural University, Pékin, Chine, 23 Avril 2018, CHN (2018-04-23).

[COM6] Salon, C., Bourion, V., Jeudy, C., Moreau, D., **Prudent, M.**, Tixier, A., Voisin, A.-S. (2019). Challenges and opportunities for innovative research on legume nutrition and stress adaptation: an ecophysiolologist's and phenotyping point of view. In: *Abstracts book ILS3 2019, Third International Legume Society Conference. Legumes for human and planet health* (p. p.15). Presented at ILS3 2019, Third International Legume Society Conference. Legumes for human and planet health, Poznan, Pologne, 21-24 mai 2019, POL (2019-05-21 - 2019-05-24). Poznan, POL : Fundacja UAM w Poznaniu. 214p.

4.2 Autres communications orales

[COM7] Causse, M., Prudent, M., Bertin, N., Thi Do, P., Tripodi, P., Génard, M., Fernie, A., Grandillo, S. (2008). Integrative approach of size and composition of tomato fruit combining ecophysiology, genetic, genomic and metabolic analysis. In: *SOL 2008. The 5th Solanaceae Genome Workshop* (p. 103).

[COM8] Causse, M., Prudent, M., Bertin, N. (2008). *Genetic, genomic and ecophysiological dissection of fruit size and sugar content in tomato*. Presented at 16. EUCARPIA Meeting Section Vegetables Working Group Tomato, Wageningen, NLD (2008-05-12 - 2008-05-15). 1p

[COM9] Prudent, M., Bertin, N., Phuc Thi Do, Tripodi, P., Génard, M., Fernie, A., Grandillo, S., Causse, M. (2009). Integrative approach of size and composition of tomato fruit combining ecophysiology, genetic, genomic and metabolomic analysis. In: *Genomics to agriculture and food research. Aiming for effective and efficient application* (p. 27). Presented at Naro International Symposium Solanaceae, Tsu, Mie, JPN (2009-03-11 - 2009-03-12).

[COM10] Bertin, N., Prudent, M. (2009). *A simplified model of sugar metabolism to analyze the genetic variations in tomato sugar content*. Presented at Symposium Greensys 2009 Hortimodel, Quebec, CAN (2009-06-14 - 2009-06-19).

[COM11] Prudent, M., Dai, Z., Vivin, P., Génard, M., Bertin, N., Causse, M. (2012). Fruit size in relation to competition for resources: A common model shared by two species and several genotypes grown under contrasted carbohydrate levels. Presented at 4. International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Shanghai, Chine (2012-10-31 - 2012-11-03). New-York, USA : IEEE

[COM12] Génard, M., Dai, Z., Prudent, M., Quilot-Turion, B., Lescourret, F. (2014). An ecological multi-level theory of competition for resources used to analyze density-dependence effects in fruit production. In: XXIX International Horticultural Congress: IHC2014. *Acta Horticulturae, 1111*. Presented at 29. International Horticultural Congress (IHC2014), Brisbane, AUS (2014-08-17 - 2014-08-22). Leuven, BEL : ISHS-International Society for Horticultural Science.

[COM13] Génard, M., Lescourret, F., Dai, Z., Quilot-Turion, B., Prudent, M. (2016). An ecological multi-Level theory of competition for resources used to analyse density-dependence effects in fruit production. *Acta Horticulturae, 1130*. Presented at 29. International Horticultural Congress on Horticulture - Sustaining Lives, Livelihoods and Landscapes (IHC) / Int Symposia on the Physiology of Perennial Fruit Crops and Production Systems and Mechanisation, Precision Horticulture and Robotics, Brisbane, AUS (2014-08-17 - 2014-08-22). Leuven, BEL : International Society for Horticultural Science (ISHS), DOI : 10.17660/ActaHortic.2016.1130.6

[COM14] Annicchiarico, P., Bourion, V., Duc, G., Fernandez, C., Fionari, F., Gallardo-Guerrero, K., Jahnke, S., Lepetit, M., Madueno, P., Marget, P., Metzner, R., Pecetti, L., Prudent, M., Rubiales, D., Vernoud, V., Schurr, U., Voisin, A.-S., Windt, C. (2017). *Optimizing response to abiotic stress*. Presented at EU Project LEGATO Final Meeting, Novi Sad, SRB (2017-09-29 - 2017-09-30).

[COM15] Henriet, C., Rossin, N., Kilandamdro, A., Prudent, M., Aimé, D., Le Signor, C., Sanchez, M., Pateyron, S., Balliau, T., Rameau, C., Kreplak, J., Aubert, G., Burstin, J., Balzergue, S., Zivy, M., Thompson, R., Gallardo, K., Vernoud, V. (2017). *Dissection of pea responses to drought during vegetative growth and seed filling*. Presented at International Conference "Advances in grain legume cultivation and use. Translating legume research into end-users reality", Novi Sad, SRB (2017-09-27 - 2017-09-28). 180 p.

[COM16] Henriet, C., Aime, D., Terezol, M., Kilandamoko, A., Rossin, N., Combes-Soia, L., Labas, V., Serre, R.-F., Prudent, M., Kreplak, J., Vernoud, V., Gallardo, K. (2019). *Interplay between sulfur nutrition and water stress tolerance in pea : a focus on seed development and composition*. Presented at International Conference on Legume Genetics and Genomics ICLGG 2019, Dijon, FRA (2019-05-13 - 2019-05-17).

[COM17] Couchoud, M., Girodet, S., Salon, C., Vernoud, V., Prudent, M. (2019). *How does pea (Pisum sativum) recover from water deficit?*. Presented at ILS3 2019, Third International Legume Society Conference. Legumes for human and planet health, Poznan, POL (2019-05-21 - 2019-05-24). Poznan, POL : Fundacja UAM w Poznaniu.

[COM18] Salon, C., Jeudy, C., Moreau, D., Bourion, V., Prudent, M., Tixier, A., Zancarini, A., Lamboeuf, M. (2019). *From simple visualization to detailed understanding of plant and microbes interactions, using 'pheno' methods and models*.

Presented at 4. P2IRC Plant Phenotyping and Imaging Research Center Symposium, Saskatoon, CAN (2019-10-22 - 2019-10-24).

4.3 Posters

[POST1] **Sorin, C.**, Maron, P.-A., Girodet, S., Nowak, V., Duc, G., **Prudent, M.** (2016). *Soil microbial community diversity increases resilience of pea plant after drought*. Presented at 2. International Legume Society Conference - Legumes for a Sustainable World, Lisbonne, PRT (2016-10-11 - 2016-10-14). 358 p.

[POST2] **Vernoud, V.**, Rossin, N., **Prudent, M.**, Le Signor, C., Sanchez, M., Pateyron, S., Balzergue, S., Aubert, G., Burstin, J., Gallardo, K., Thompson, R. (2016). *A transcriptomic approach identifies candidate genes for drought tolerance during the reproductive phase in pea*. Presented at 2. International Legume Society Conference - Legumes for a Sustainable World, Lisbonne, PRT (2016-10-11 - 2016-10-14). 358 p.

[POST3] **Couchoud, M.**, **Prudent, M.**, Der, C., Girodet, S., Rossin, N., Vernoud, V., Leborgne-Castel, N. (2016). *Perception membranaire et signalisation précoce de cellules racinaires chez des génotypes de Medicago truncatula contrastés pour leur réponse au stress hydrique*. Presented at 1. Rencontres Francophones sur les Légumineuses (RFL1), Dijon, FRA (2016-05-31 - 2016-06-01).

[POST4] **Prudent M.**, Bourion V., **Diatta C.**, Girodet S., Martin C., Ollivier D., Durey V., Salon C. (2018). *Root Growth and Development Under Heat and Water Stresses: a Comparative Study Determining Independent and Combined Effects in Four Grain Legume Species*. ISRR10, Jerusalem, Israël (2018-07-08 – 2018-07-12).

[POST5] **Couchoud, M.**, **Prudent, M.**, Girodet, S., Vernoud, V., Salon, C. (2018). *Analyse écophysiological de la récupération après un stress hydrique chez la légumineuse à graines Pisum sativum*. Presented at RFL2 Rencontres Francophones Légumineuses, Toulouse, FRA (2018-10-17 - 2018-10-18).

[POST6] **Tixier, A.**, **Prudent, M.**, Barnard, R., Jeudy, C., Salon, C., Voisin, A.-S. (2019). *Rhizodeposition as a functional trait in legumes. Study of trade-off for plant productivity and resilience*. Presented at ILS3 2019, Third International Legume Society Conference. Legumes for human and planet health, Poznan, Pologne, 21-24 mai 2019, POL (2019-05-21 - 2019-05-24). POL : Fundacja UAM w Poznaniu.

[POST7] **Prudent, M.**, Bourion, V., Girodet, S., Leborgne, D., **Diatta, C.**, **Olive, C.**, Martin, C., Ollivier, D., Durey, V., Salon, C. (2019). *Plant acclimation to high temperatures and water deficit: a comparative study determining independent and combined effects in four grain legume species*. Presented at 9. International Conference on Legume Genetics and Genomics (ICLGG 2019), Let's harness the potential of legumes, Dijon, FRA (2019-05-13 - 2019-05-17).

[POST8] **Barbe, A.**, Leborgne, D., Martin, C., Girodet, S., Ollivier, D., Mailliet, F., Cullimore, J. V., Van Tuinen, D., **Prudent, M.**, Bourion, V. (2019). *Can LCO and mycorrhiza mitigate the impact of water deficit on pea growth in co-inoculations with rhizobium? A preliminary assessment*. Presented at 9. International Conference on Legume Genetics and Genomics (ICLGG 2019), Let's harness the potential of legumes, Dijon, FRA (2019-05-13 - 2019-05-17).

[POST9] **Couchoud, M.**, **Prudent, M.**, Terezol, M., Kreplak, J., Valiere, S., Clement, C., Salon, C., Vernoud, V. (2019). *Transcriptomic and metabolomic responses of the nodulated pea root system during rewatering*. Presented at 9. International Conference on Legume Genetics and Genomics (ICLGG 2019), Let's harness the potential of legumes, Dijon, FRA (2019-05-13 - 2019-05-17).

5. COMMUNICATIONS A DES SEMINAIRES NATIONAUX

5.1 Communications Orales Invitées

[COM19] **Salon C.**, Voisin AS., **Prudent M.** (2012) Phénotypage racinaire, cas d'étude des légumineuses, GIS ALLenvi, Journée Racines, Montpellier. Conférence sur invitation.

[COM20] **Prudent, M.** (2012). *Réponse du pois de printemps au stress hydrique*. Presented at Agrophysiologie des Protéagineux. Mise à Jour des Connaissances, Paris, FRA (2012-12-07).

[COM21] **Prudent, M., Dai, Z.** (2013). Ecophysiological modeling of fruit quality. Presented at Ecophysiology et Agronomie : renouveler le dialogue autour des modèles de culture, Paris, FRA (2013-09-17 - 2013-09-18).

[COM22] **Prudent, M.** (2018). *Cultures de légumineuses et qualité des graines*. Presented at Journées d'animation et de réflexion EA-AlimH-CEPIA autour de la qualité des produits végétaux récoltés, Avignon, FRA (2018-10-17 - 2018-10-17).

[COM23] **Bourion, V., Lamboeuf, M., Delefortrie, V., Boivin, S., Cullimore, J. V., Nayel, M.-L., Prudent, M.** (2018). *Architecture racinaire, interactions symbiotiques, stress*. Presented at 6. ème Réunion annuelle PeaMUST, Rennes, FRA (2018-11-20 - 2018-11-22).

[COM24] **Salon, C., Jeudy, C., Lamboeuf, M., Moreau, D., Bourion, V., Prudent, M., Voisin, A.-S.** (2019). *Application du phénotypage haut débit à l'étude des interactions plante x microorganismes en conditions de stress*. Presented at Journée scientifique annuelle de l'Association des Sélectionneurs Français ASF 'Le système racinaire et la rhizosphère en amélioration des plantes', Versailles, FRA (2019-02-07 - 2019-02-07).

[COM25] **Prudent, M.** (2019). *Effets de stress hydriques simples et répétés sur les réponses racinaires du pois*. Presented at Journées du réseau INRA Qualité des produits récoltés. Impacts du changement climatique sur la croissance et la qualité des produits récoltés., Villenave-d'Ornon, FRA (2019-07-04 - 2019-07-05).

5.2 Autres Communications Orales

[COM26] **Couchoud, M., Prudent, M., Vernoud, V., Salon, C.** (2017). *Comment la plante récupère-t-elle après un stress hydrique ? Une étude écophysologique et moléculaire chez la légumineuse à graines *Pisum sativum**. Presented at 6. Journée des Doctorants de l'UMR 1347 Agroécologie, Dijon, FRA (2017-04-20). 16 p.

[COM27] **Prudent, M., Frugier F.** (2017). *De *Medicago truncatula* à *Pisum Sativum* : à la recherche de réponses différentielles associées à l'interaction stress hydrique / fusariose*. Presented at Journées du réseau AGROSYM, St Martin de Londres, FRA (2017-05-15 – 2017-05-17).

[COM28] **Bourion V., Nayel M.L., Burstin J., Prudent M.** (2018) *Selection for Root System Architecture and Nodulation in Pea*. Presented at Journées du réseau AGROSYM, Dijon, FRA (2018-05-29 – 2018-05-31).

[COM29] **Prudent, M.** (2018). *Projet FUI Eauptric : Limiter les pertes économiques induites par les stress hydriques transitoires, modérés et répétés. Développement d'un outil de diagnostic dynamique et de nouveaux fertilisants anti-stress*. Presented at Journées du réseau INRA Qualité des produits récoltés, San Giuliano, FRA (2018-01-02 - 2018-01-02).

[COM30] **Bourion, V., Delefortrie, V., Debelle, F., Cullimore, J. V., Lepetit, M., Prudent, M., Pinochet, X., Burstin, J.** (2019). *Sélection pour l'architecture racinaire et les interactions symbiotiques chez le pois*. Presented at Root Days, système racinaire, Interactions Rhizosphériques, Immunité végétale, Rouen, FRA (2019-09-19 - 2019-09-20).

[COM31] **Bourion, V., Barbe, A., Klein, A., Lecomte, C., Duc, G., Lepetit, M., Prudent, M., Cullimore, J. V., Burstin, J.** (2019). *Root system architecture, nodulation and nitrogen nutrition in pea*. Presented at Transversal Symposium GIS BV, Investment for the future, Projects in plant Biology , Paris, FRA (2019-10-15 - 2019-10-17).

[COM32] **Prudent, M., Couchoud, M., Jacques, C., Jeudy, C., Girodet, S., Rossin, N., Aubert, G., Bourion, V., Vernoud, V., Salon, C.** (2019). *Le système racinaire nodulé du pois : un rôle pivot pour sa stabilité sous contraintes hydriques fluctuantes*. Presented at Root Days, système racinaire, Interactions Rhizosphériques, Immunité végétale, Rouen, FRA (2019-09-19 - 2019-09-20).

[COM33] **Jacques, C., Salon, C., Prudent, M.** (2019). *Comment le mode de nutrition azotée influence-t-il le prélèvement, le stockage et la remobilisation des nutriments en conditions hydriques fluctuantes chez le pois ?*. Presented at 25. Forum des jeunes chercheurs Environnement-Santé, Université de Bourgogne Franche-Comté, Dijon, FRA (2019-06-13 - 2019-06-14).

REFERENCES CITEES

- Araus et al.** (2020) A balancing act: how plants integrate nitrogen and water signals. *Journal of Experimental Botany*, 71: 4442-4451. doi: 10.1093/jxb/eraa054
- Atieno & Lesueur** (2018) Opportunities for improved legume inoculants: enhanced stress tolerance of rhizobia and benefits to agroecosystems. *Symbiosis*, 1-15. doi: 10.1007/s13199-018-0585-9
- Bai et al.** (2002) Isolation of plant growth promoting *Bacillus* strains from soybean nodules. *Canadian Journal of Microbiology*, 48:230–238. doi:10.1139/w02-014
- Bakhshandeh et al.** (2019) Drought and heat stress reduce yield and alter carbon rhizodeposition of different wheat genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205: 157– 167. doi:10.1111/jac.12314
- Bàrceneas-Moreno et al.** (2009) Adaptation of soil microbial communities to temperature: comparison of fungi and bacteria in a laboratory experiment. *Global Change Biology*, 15: 2950-2957. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01882.x
- Barnard et al.** (2013) Responses of soil bacterial and fungal communities to extreme desiccation and rewetting. *The ISME Journal*, 7, 2229–2241. doi: 10.1038/ismej.2013.104
- Baumann et al.** (2013) Soil microbial diversity affects soil organic matter decomposition in a silty grassland soil. *Biogeochemistry*, 114: 201-212. doi:10.1007/s10533-012-9800-6
- Birch** (1958) The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 10: 9-31. doi: 10.1007/BF01343734
- Bonfante** (2018) The future has roots in the past: the ideas and scientists that shaped mycorrhizal research. *New Phytologist*, 220, 982-995. doi: 10.1111/nph.15397
- Bourion et al.** (2018) Co-inoculation of a Pea Core-Collection with Diverse Rhizobial Strains Shows Competitiveness for Nodulation and Efficiency of Nitrogen Fixation Are Distinct traits in the Interaction. *Frontiers in Plant Science*, 8:2249. doi: 10.3389/fpls.2017.02249
- Bruce et al.** (2007) Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173(6): 603-608. Doi: 10.1016/j.plantsci.2007.09.002
- Cabeza et al.** (2015) Long-term non-invasive and continuous measurements of legume nodule activity. *The Plant Journal*, 81:637-648. doi: 10.1111/tpj.12751
- Cannell & Thornley** (2000) Modelling the Components of Plant Respiration: Some Guiding Principles. *Annals of Botany*, 85:45-54. doi: 10.1006/anbo.1999.0996
- Cardenas et al.** (2000) Ion changes in legume root hairs responding to Nod factors. *Plant Physiology*, 123:443-52. doi:10.1104/pp.123.2.443
- Cawthon & Morris** (1982) Relationship of seed number and maturity to berry development, fruit maturation, hormonal changes, and uneven ripening of 'Concord' (*Vitis labrusca* L.) grapes. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 107: 1097-1104.
- Colbach et al.** (2019) The response of weed and crop species to shading. Which parameters explain weed impacts on crop production? *Field crops research* 238: 45-55. doi:10.1016/j.fcr.2019.04.008
- Comas et al.** (2013) Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4:442. doi: 10.3389/fpls.2013.00442
- Conrath** (2009) Priming of induced plant defense responses. *Advances in botanical research*, 51:361-395. doi : 10.1016/S0065-2296(09)51009-9
- Couchoud** (2020) Compréhension de la capacité d’une plante de pois à récupérer après un stress hydrique : une étude écophysiological et moléculaire ; Université Bourgogne Franche Comté ; 13/02/2020
- Dai** (2009) Analyse et modélisation de la croissance et de la composition biochimique des baies de raisin (*Vitis vinifera* L.) en réponse à la disponibilité carbonée et hydrique ; Université d’Avignon et des Pays de Vaucluse
- Dénarié & Cullimore** (1993) Lipo-oligosaccharide nodulation factors: A new class of signaling molecules mediating recognition and morpho- genesis. *Cell*, 74:951-954. doi:10.1016/0092-8674(93) 90717-5
- Ding et al.** (2013) Four distinct types of dehydration stress memory genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 13:1-11. doi: 10.1186/1471-2229-13-229
- Duc & Messager** (1989) Mutagenesis of pea (*Pisum sativum* L.) and the isolation of mutants for nodulation and nitrogen fixation. *Plant Science*, 60: 207–213. doi:10.1016/0168-9452(89)90168-4
- Duc et al.** (1989) First report of non-mycorrhizal plant mutants (Myc-) obtained in pea (*Pisum sativum* L.) and fababean (*Vicia faba* L.). *Plant Science*, 60: 215–222. doi:10.1016/0168-9452(89)90169-6
- Ehrhardt et al.** (1992) Depolarization of alfalfa root hair membrane potential by *Rhizobium meliloti* Nod factors. *Science*, 256:998-1000. doi:10.1126/science. 10744524
- Enquist** (2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 22: 1045-1064. doi: 10.1093/treephys/22.15-16.1045

- Gardarin et al.** (2012) Modeling the dynamics and emergence of a multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling*, 240: 123-138. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.05.004
- Gray et al.** (2006) A novel bacteriocin, thuricin 17, produced by plant growth promoting rhizobacteria strain *Bacillus thuringiensis* NEB17: isolation and classification. *Journal of Applied Microbiology*, 100:545–554. doi:10.1111/j.1365-2672.2006.02822.x
- Guéguen et al.** (2008) La filière protéagineuse : Quels défis ? Quae éditions. 147 pp.
- Guilioni et al.** (2003) High temperature and water deficit may reduce seed number in field pea purely by decreasing plant growth rate. *Functional Plant Biology*, 30: 1151-1164. doi: 10.1071/FP03105
- Guyonnet et al.** (2018) Plant Nutrient Resource Use Strategies Shape Active Rhizosphere Microbiota Through Root Exudation. *Frontiers in plant science*, 9: 1662. doi:10.3389/fpls.2018.01662
- Helliwell et al.** (2014) Quantifying the impact of microbes on soil structural development and behaviour in wet soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 74: 138–147. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.03.009
- Hueso, et al.** (2012) Severe drought conditions modify the microbial community structure, size and activity in amended and unamended soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 50: 167–173. doi: 10.1016/j.soilbio.2012.03.026
- IPCC** (2007) Climate change Synthesis Report. An assessment of the intergovernmental panel on climate control.
- Jensen et al.** (2012) Legumes for mitigation of climate change and the provision of feedstock for biofuels and biorefineries. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32: 329-364. doi: 10.1007/s13593-011-0056-7
- Kawasaki et al.** (2016) Microbiome and Exudates of the Root and Rhizosphere of *Brachypodium distachyon*, a Model for Wheat. *PLoS One*, 11: e0164533. doi:10.1371/journal.pone.0164533
- Kim & Nam** (2013) A novel Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase gene of *Medicago truncatula* plays a predominant role in stress-induced proline accumulation during symbiotic nitrogen fixation. *Journal of Plant Physiology*, 170: 291-302. doi:10.1016/j.jplph.2012.10.004
- King & Purcell** (2001) Soybean nodule size and relationship to nitrogen fixation response to water deficit. *Crop Science*, 41: 1099-1107. doi: 10.2135/cropsci2001.4141099x
- King & Purcell** (2005). Inhibition of N₂ fixation in soybean is associated with elevated ureides and amino acids. *Plant Physiology*, 137:1389-1396
- Kreplak et al.** (2019) A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution. *Nature Genetics*, 51: 1411–1422. doi: 10.1038/s41588-019-0480-1
- Kuzyakov et al.** (2007) Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant and Soil*, 290: 293– 305. doi:10.1007/s11104-006-9162-8
- Laguerre et al.** (2003) Compatibility of rhizobial genotypes within natural populations of *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* for nodulation of host legumes. *Applied and Environmental Microbiology*, 69: 2276–2283. doi: 10.1128/AEM.69.4.2276-2283.2003
- Lau & Lennon** (2011) Evolutionary ecology of plant–microbe interactions: Soil microbial structure alters selection on plant traits. *New Phytologist*, 192: 215–224. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03790.x
- Lescourret & Génard** (2003) A multi-level theory of competition for resources applied to fruit production. *Ecoscience* 10: 334-341. doi: 10.1080/11956860.2003.11682782
- Li et al.** (2016) Dual regulation of root hydraulic conductivity and plasma membrane aquaporins by plant nitrate accumulation and high-affinity nitrate transporter NRT2.1. *Plant and Cell Physiology*, 57:733–742. doi:10.1093/pcp/pcw022
- Luu & Maurel** (2013) Aquaporin trafficking in plant cells: an emerging membrane-protein model. *Traffic*. 14:629–635. doi: 10.1111/tra.12062
- Mainali et al.** (2014) Impact of a short-term heat event on C and N relations in shoots vs. roots of the stress-tolerant C4 grass, *Andropogon gerardii*. *Journal of Plant Physiology*, 171: 977– 985. doi:10.1016/j.jplph.2014.04.006
- Maron et al.** (2018) High microbial diversity promotes soil ecosystem functioning. *Applied and Environmental Microbiology*, 84, e02738-17. doi: 10.1128/AEM.02738-17
- Marschner & Dell** (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159: 89-102. doi: 10.1007/BF00000098
- Marschner et al.** (2004) Development of specific rhizosphere bacterial communities in relation to plant species, nutrition and soil type. *Plant and Soil*, 261: 199–208. doi:10.1023/B:PLSO.0000035569.80747.c5
- Naveed et al.** (2016) Spatial variability of microbial richness and diversity and relationships with soil organic carbon, texture and structure across an agricultural field. *Soil Biology and Biochemistry*, 103: 44-55. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.03.004
- Oldroyd & Downie** (2008) Coordinating Nodule Morphogenesis with Rhizobial Infection in Legumes. *Annual Review of Plant Biology*, 59:519-46. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092839
- Pagès et al.** (2013) Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling* 290: 76–84. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.11.014
- Parsons & Sunley** (2001) Nitrogen nutrition and the role of root–shoot nitrogen signalling particularly in symbiotic systems. *Journal of Experimental Botany*, 52: 435–443. doi:10.1093/jexbot/52.suppl_1.435
- Pate et al.** (1981) Synthesis, Storage, and Utilization of Amino Compounds in White Lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Physiology* 67:37-42. doi:10.1104/pp.67.1.37
- Peng et al.** (2018) Metatranscriptomics reveals a differential temperature effect on the structural and functional organization of the anaerobic food web in rice field soil. *Microbiome* 6 : 169. doi:10.1186/s40168-018-0546-9

- Quilot et al.** (2004) Analysis of genotypic variation in fruit flesh total sugar content via an ecophysiological model applied to peach. *Theoretical and Applied Genetics*, 109: 440–449. doi:10.1007/s00122-004-1651-7
- Passot et al.** (2019) Connecting the dots between computational tools to analyse soil–root water relations, *Journal of Experimental Botany*, 70:2345–2357. doi:10.1093/jxb/ery361
- Philippot et al.** (2013) Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *ISME Journal*, 7: 1609–1619. doi:10.1038/ismej.2013.34
- Redmile-Gordon et al.** (2014) Measuring the soil-microbial interface: Extraction of extracellular polymeric substances (EPS) from soil biofilms. *Soil biology and Biochemistry*, 72: 163–171. doi:10.1016/j.soilbio.2014.01.025
- Remans et al.** (2006) A central role for the nitrate transporter NRT2.1 in the integrated morphological and physiological responses of the root system to nitrogen limitation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 140:909–921. doi:10.1104/pp.105.075721
- Ronfort et al.** (2006) Microsatellite diversity and broad scale geographic structure in a model legume: building a set of nested core collection for studying naturally occurring variation in *Medicago truncatula*. *BMC Plant Biology*, 6: 28. doi:10.1186/1471-2229-6-28.
- Sperry, et al.** (2002) Soil water uptake and water transport through root systems,” in *The Hidden Half*, 3rd Edn, eds Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi (New York, NY: Marcel Dekker, Inc.), 663–681.
- Seminario et al.** (2017) Drought Stress Causes a Reduction in the Biosynthesis of Ascorbic Acid in Soybean Plants. *Frontiers in Plant Science*, 8:1042. doi: 10.3389/fpls.2017.01042
- Serraj & Sinclair** (1997) Variation among soybean cultivars in dinitrogen fixation response to drought. *Agronomy Journal*, 89: 963–969. doi: 10.2134/agronj1997.00021962008900060019x
- Sita et al.** (2017) Food Legumes and Rising Temperatures: Effects, Adaptive Functional Mechanisms Specific to Reproductive Growth Stage and Strategies to Improve Heat Tolerance. *Frontiers in Plant Scienc*, 8:1658. doi: 10.3389/fpls.2017.01658
- Tardy et al.** (2014) Stability of soil microbial structure and activity depends on microbial diversity. *Environmental Microbiology Reports*, 6: 173–183. doi: 10.1111/1758-2229.12126
- Uga et al.** (2013) Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 45: 1097–1102. doi: 10.1038/ng.2725
- Vadez et al.** (2012) Adaptation of grain legumes to climatic changes: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32: 31–44. doi : 10.1007/s13593-011-0020-6
- Varga & Bruinsma** (1976) Roles of seeds and auxins in tomato fruit growth. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 80: 95–104. doi: 10.1016/S0044-328X(76)80146-8
- Verdoy et al.** (2006) Transgenic *Medicago truncatula* plants that accumulate proline display nitrogen-fixing activity with enhanced tolerance to osmotic stress. *Plant, Cell & Environment*, 29:1913–1923. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01567.x
- Virvoulet & Fromm** (2015) Physiological and transcriptional memory in guard cells during repetitive dehydration stress. *New Phytologist*, 205: 596–607. doi: 10.1111/nph.13080
- Voisin et al.** (2003) Root and Nodule Growth in *Pisum sativum* L. in Relation to Photosynthesis: Analysis Using ¹³C-labelling, *Annals of Botany*, 92: 557–563. doi:10.1093/aob/mcg174
- Walter et al.** (2011) Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 71 : 34–40. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.10.020
- Yin et al.** (2013) Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Global Change Biology*, 19: 2158– 2167. doi:10.1111/gcb.12161
- York et al.** (2016) The holistic rhizosphere: integrating zones, processes, and semantics in the soil influenced by roots, *Journal of Experimental Botany*, 67: 3629–3643. doi:10.1093/jxb/erw108
- Zancarini et al.** (2013) Combining ecophysiological and microbial ecological approaches to study the relationship between *Medicago truncatula* genotypes and their associated rhizosphere bacterial communities. *Plant & Soil*, 365: 183–199. doi:10.1007/s11104-012-1364-7